

**Habitat Voorkeur van de Noordse Woelmuis
(*microtus oeconomus*) in een Veengebied**
Een populatie onderzoek met lifetraps uitgevoerd in de Nieuwkoopse plassen
ten behoeve van toekomstig beheer.

Annemarie M. C. 't Hart

December 2009
Afstudeeronderzoek master opleiding Milieu-natuurwetenschappen, Open
Universiteit Nederland", uitgevoerd bij Natuurmonumenten

Afstudeercommissie:

W. van Steenis (Natuurmonumenten)
M. van Schie (Natuurmonumenten)
Dr. J. G. van Rhijn (Open Universiteit)
Dr D.R. Uit de Weerd (Open Universiteit)
Drs P.C.W. Geluk (secretaris, Open Universiteit)



Habitat voorkeur van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*) in een veengebied

Een populatie onderzoek met lifetraps uitgevoerd in de Nieuwkoopse plassen ten behoeve van toekomstig beheer.



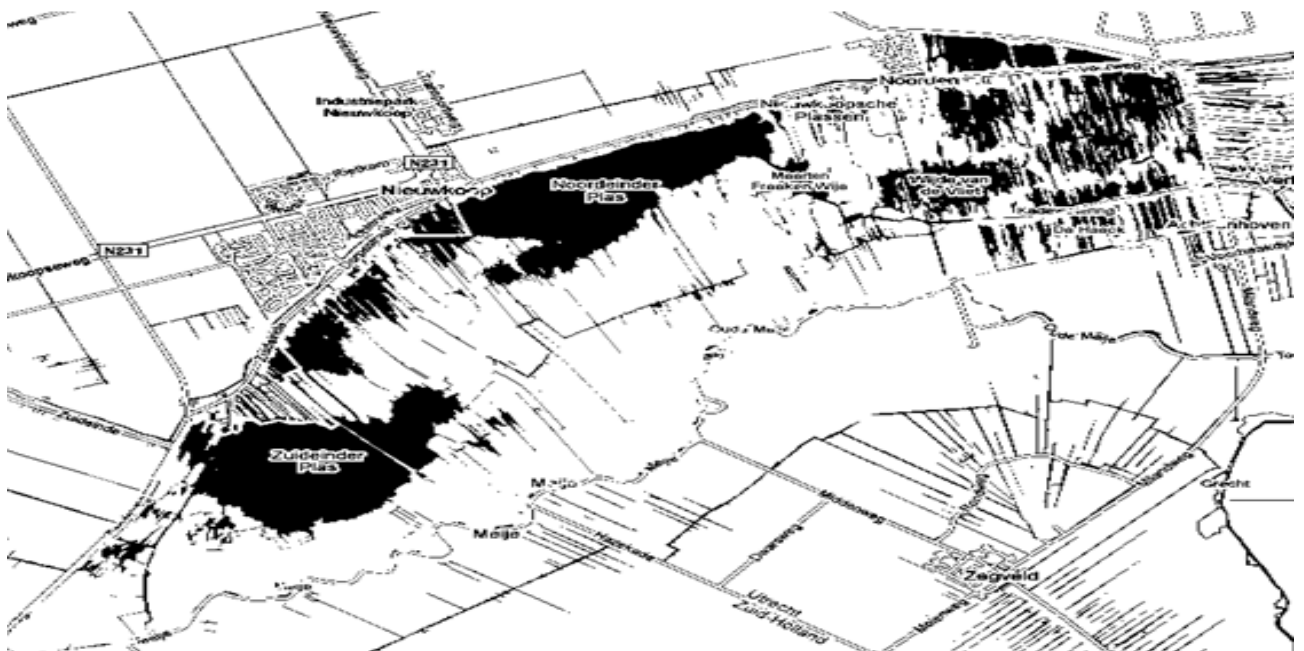
Samenvatting

De noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*) komt overal in Europa boven de 52° breedtegraad voor in grasland en moerasgebied. De ondersoort *Microtus oeconomus arenicola* komt in kleine aantallen alleen voor in verschillende kleine gebieden in Nederland. Door zijn beperkte leefgebied en afnemende populatie staat deze soort op de rode lijst van Nederland en de World Conservation Union (IUCN). Het dier komt ook voor in de Nieuwkoopse Plassen. Dit gebied is volgens de RAMSAR definitie een wetland en een aangewezen Natura 2000 gebied. Voor toekomstig beheer is het noodzakelijk de huidige verdeling van de noordse woelmuis over het gebied te kennen. Met de Mark programmatuur voor data analyse van capture recapture data is de habitat voorkeur in een veengebied onderzocht. De noordse woelmuis komt in dotterbloemhooilanden in grotere populatie dichtheden voor. Daarnaast komt de soort in lagere dichtheden voornamelijk in eenjarig rietland en veenmosrietlanden voor. Waarschijnlijk door het ontbreken van concurrentie komt het dier hier ook voor in enkele graslanden. De verdeling over het gebied lijkt vooral afhankelijk van beschutting van wind. Mogelijk is er een andere onbekende factor die de verdeling beïnvloedt. Historisch en huidig beheer zou de verdeling van de populatie mogelijk beter verklaren. Er lijken een aantal grotere groepen te zijn in het gebied op enige afstand van elkaar. De huidige verdeling van de populatie over het gebied is een goed uitgangspunt voor de overleving van de soort op de korte termijn. Op de langere termijn is het noodzakelijk dat er contacten ontstaan tussen de verschillende groepen in Nederland. De ontwikkeling van, voor deze soort, specifieke leefgebieden in de EHS structuur loopt nog achter op schema. Deze stagnerende ontwikkeling is ook op Europees niveau terug te vinden.

Inhoudsopgave	
Inleiding	4
Methoden	8
Onderzoeksopzet	8
Berekeningen met de verzamelde data	9
Resultaten	16
1.1 Resultaten vangsten	16
1.2 Populatie berekeningen per locatie	19
1.3 Samenvatting	20
2. Effecten van Habitat, Klimaat, leeftijd en tijd- en plaats effecten	20
2.1. Habitat	20
2.2. Klimaat	24
2.3. Leeftijd	26
2.4. Tijd en plaatseffecten	29
2.5 Samenvatting	33
3. Effecten op populatieniveau	34
3.1. Verspreiding	34
3.2. Verstoring	36
3.3. Predatie	36
3.4. Parasieten	37
3.5. Sterfte	38
Discussie	39
Conclusie	43
Literatuurlijst	44
Bijlagen	
1. Natuurtypenkaart	
2. Overzichtskaarten vangstlocaties (Garminkaarten)	
3. Overzichtskaarten val- en vangstlocatie (Google earth kaarten)	
4. Overzichtenkaarten vangstlocaties VZZ (2007-2008)	

Figuur 1 (voorblad). Foto van Noordse woelmuis. Met toestemming van fotograaf J. A. de Raad

Dit onderzoek is opgezet om een indruk te krijgen van het ruimtegebruik van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus arenicola*) in het gebied van de Nieuwkoopse Plassen. De soort is opgenomen in de annex II en IV onder nummer 1340 van de habitatrichtlijn. Deze richtlijn is in Europees verband ontwikkeld ter behoud en bescherming van de biodiversiteit. Het is noodzakelijk om een indruk te krijgen van de verspreiding over de aanwezig natuurtypen in verband met toekomstig beheer in dit gebied. Volgens de annex komt het dier in Nederland voornamelijk voor in Noord Hollandse brakwatervenen, Zeeuwse en Zuid Hollandse delta's, het Friese merengebied en het Zuid Hollands laagveen. In dit laatst genoemde gebied zijn de populaties sterker versnipperd dan in de andere locaties in Nederland. Het Nieuwkoopse plassen gebied is een onderdeel van het Hollands en Utrechts laagveen. De Nieuwkoopse plassen is een groot aaneengesloten leefgebied van de noordse woelmuis. De soort komt waarschijnlijk vooral voor in natte rietvegetaties. Als er geen andere woelmuissorten aanwezig zijn komt de soort voor in een groter aantal natuurtypen (Janssen & Schaminee, 2008).



4

De Nieuwkoopse Plassen zijn een overblijfsel van de uitgestrekte veengebieden die in de uitloop van de Rijn zijn ontstaan. Vanaf 1700 zijn er ingrepen in het gebied geweest onder andere voor brandstofwinning. Dit heeft gezorgd voor een wisselend habitatvoorkomen en een typische geografie gekenmerkt door langgerekte percelen onderbroken door waterlopen. De veenmosrietlanden en moerasheide gebieden zijn ontstaan uit een voedselarm milieu en zelf ook beschermde gebieden. Het gebied is omringd door landbouw bedrijven. Voor de productie op deze bedrijven wordt het land bemalen waardoor inklinking van het onderliggende veen heeft plaatsgevonden. Het gebied “de Nieuwkoopse plassen” ligt daardoor nu hoger dan de omringende landerijen. Water zakt nu weg naar het omringende gebied en moet worden bijgevuld door de inlaat van oppervlaktewater. Dit water is verrijkt met nutriënten en moet eerst gezuiverd worden voor het wordt ingelaten in het gebied. In oudere veenvegetaties is de invloed van het oppervlakte water klein en is de plantengroei afhankelijk van nutriëntaanvoer in regenwater. Globaal is het midden van het gebied daardoor het meest voedselarm. Oostelijk bevinden zich grote eenjarig riet gebieden. In het westen is er een mengeling van voedselarme dotterbloemgraslanden en bosstroken. Hierdoor is er een variabele maar in het algemeen lage biomassa opbrengst per jaar. Door het nutriëntarme en natte karakter van het gebied is er een grote diversiteit van planten en leefgebieden (Keddy (Ed), 2000).

Het geslacht *Microtus* soort behoort tot de familie Cricetidea. De Cricetidea is waarschijnlijk 24,4-25,9 miljoen jaar (My) geleden uitgesplitst van haar zustergroep de Muridea. De uiteindelijke splitsing in de *Microtus* groep heeft waarschijnlijk 18,8 My geleden plaatsgevonden (Steppan, Adkins & Anderson, 2004). De familie is waarschijnlijk van oorsprong Aziatisch (Centraal Aziatische groep) en nu verdeeld naar vier populaties die onderling genetisch verschillen (cytochroom B variaties). Naast de Aziatische populatie bestaat een Bering groep. De Bering refugia is een gebied tussen Eurazië en noord Amerika. Gedurende de ijstijden bleef dit gebied relatief mild. Het was zo groot dat veel arctische soorten zich daar konden ontwikkelen (DeChaine, 2007). De Noord Europese soort heeft mogelijk zijn toevlucht gezocht in het Oeral gebergte. De *Microtus oeconomus* soort komt nu wijd verspreid voor boven de 50° breedtegraad en lijkt goed aangepast te zijn voor de arctische gebieden. In Europa komen de Centraal en Noord Europese groep samen voor in Fennoscotia. De Centraal Europese soort leeft in meer gematigde gebieden onder 50° breedtegraad. Hij is waarschijnlijk na een westelijke verspreiding in Europa weer terug gekeerd tot de landbrug naar het noorden verdween (de Öresund zeestraat) (Brunhoff et al, 2003). Tijdens de ijstijden hebben deze kleine populaties in beschutte plekken 50.000-100.000 jaar standgehouden in Centraal Europa. De kleine overlevende populaties zijn tussen de ijstijd perioden door (interglacialen 20.000 jaar) weer verspreid. Waarschijnlijk door de terugkerende isolatie is er een kleine genetische variatie overgebleven. Deze lage genetische variatie komt in meerdere woelmuissoorten voor (Leijs et al, 1999).

Na de laatste ijstijd zijn deze geïsoleerde groepen achtergebleven in delen van Centraal Europa (Jaarola et al, 2004, Brunhoff et al, 2003). Deze populaties (relicten) zijn genetisch dusdanig veranderd dat ze nu twee ondersoorten vormen, een populatie in Oost Europa (*Microtus oeconomus mehelyi*) en een populatie in

Nederland (*Microtus oeconomus arenicola*). De verschillen tussen de ondersoorten zijn waarschijnlijk ontstaan door toevallig optredende genetische processen zoals verlies van - en veranderingen in het genetische materiaal. Deze processen vinden altijd plaats, in een grote genenpool worden deze veranderingen meestal niet permanent (Van Zoest (Ed), 1998). Als populaties door tijd of geologie van elkaar gescheiden zijn geweest is er geen uitwisseling mogelijk met een andere genenpool. De stapeling van toevallige veranderingen leidt op een bepaald moment (geschat wordt 2-4 miljoen jaar) tot een soort die niet meer met de oorspronkelijke populatie kan reproduceren (Leijs, Van Apeldoorn & Bijlsma, 1999, Fitzpatrick, 2004)). De populatie is waarschijnlijk in Nederland door deze processen geëvolueerd naar de *Microtus oeconomus arenicola* ondersoort. De soort is daardoor endemisch voor Nederland.

Op het Scandinavische schiereiland komt de ondersoort *Microtus oeconomus mehelyi* samen voor met de algemene *Microtus oeconomus* soort. De Noord Europese soort is in die omgeving competitief sterker dan concurrerende woelmuissoorten zoals *Microtus agrestis* (Hoset & Steen, 2007, Henttonen, Kaikusalo, Tast & Viitalas, 1977). Ten zuiden van deze breedtegraad is de situatie omgekeerd (La Haye & Drees, 2004). In Centraal Europa komt de ondersoort *Microtus oeconomus mehelyi* nog maar voor in drie geïsoleerde gebieden. In Hongarije zijn nog drie subpopulaties (Rácz; Gubányi & Vozár, 2005). In Slovenië (Csallóköz; Kristóf, 2005) en Oostenrijk (Kreis Brandenburg- Land; Goretzki, 1972) nog elk één populatie. De kleine genetische variatie kan de soort kwetsbaar maken voor voortplantings problemen (genetische depressie). Het is bekend van andere soorten dat het voortplantingssucces en de volwassen vorm kleiner kunnen worden. Daarnaast is de populatie kwetsbaar voor uitsterven door plaatselijke catastrofes of ziekten.

De sociale structuur van de noordse woelmuis is territoriaal. Elk dier heeft een territorium van ongeveer 400 m². In normale situaties overlappen deze territoria maximaal 10 %. Hierdoor komen per hectare gemiddeld maar 20 tot 100 dieren voor (juli meting). Ter vergelijking, *Microtus arvalis* kan in piekjaren tot 1300 dieren per hectare voorkomen. Dichtheden kunnen bij woelmuissoorten gedurende een cyclus sterk variëren tussen de jaren en tussen typen habitat (Van Apeldoorn, 2005). De populatiegrootte van de noordse woelmuis is waarschijnlijk ook afhankelijk van habitat. De voedselinname van de noordse woelmuis is vergelijkbaar met andere woelmuissoorten (Gebczyn'ska, 1970, Brown, Huth, Banks & Singleton, 2007). In voedselrijke milieus zijn jonge dieren die in de zomer zijn geboren in staat om sneller geslachtsrijp te worden. Deze dieren planten zich voort voordat ze zich hebben kunnen verspreiden. Daardoor ontstaan er clusters van nesten. In deze situaties worden territorium overlappings van 40% gevonden. Als de habitat groot genoeg is zullen de volwassen vrouwelijke dieren hun territoria verlaten en aan de rand een nieuwe plek opzoeken om de overlap terug te brengen tot 10% (Gliwicz, 1997). Dit gedrag heeft gevolgen voor de populatieopbouw en overleving. Dieren aan de rand van de habitat hebben een groter risico op predatie. Dieren kunnen uitwijken naar minder geschikt habitat en hebben daar een veranderde kans op overleving. Geschiktheid van de habitat heeft naast voedselbehoefte ook te maken met de overleving tijdens winteromstandigheden ter plaatse (Van Horne, 1983, Aars & Ims, 2002). Habitatvoorkomen en grootte hebben daardoor een grote invloed op de

verdeling en overleving van de noordse woelmuis in het gebied. De noordse woelmuis is een beweeglijk dier dat grote afstanden kan afleggen. Open gebieden groter dan 3,5 meter zal hij niet graag oversteken. Het dier zwemt goed en vlucht in geval van nood via het water weg. Vermoed wordt dat het dier via greppen en slootkanten zich verspreid over het aanliggende gebied (Mauritzen et al, 1999, La Haye & Drees, 2004).

De volgende vragen worden onderzocht.

1. In welk habitat wordt de noordse woelmuis aangetroffen? Zijn er verschillen in populatiedichtheden die door habitateigenschappen kunnen worden verklaard?
2. Zijn mogelijke verschillen in voorkomen te verklaren door factoren als klimaat, predatie en concurrentie?
3. Wat zijn de mogelijke effecten van toekomstige ontwikkelingen op lokaal, nationaal en internationaal gebied?



Figuur 3. Het gebied is alleen toegankelijk over water. Het vervoer en het uitzetten van de vallen werd daarom per boot uitgevoerd.

Methoden

Onderzoeksopzet

Het vangprotocol voor de inventarisatie van de Noordse woelmuis van de vereniging van zoogdieren is toegepast (Koelman, 2007). Dit protocol is samengesteld met de aanwezige kennis en ervaringen om een optimale en onderling vergelijkbare vangst te kunnen maken. Het voorgeschreven voerprotocol is aangepast na de pilot vangst. De gevangen bosspitsmuizen werden dood aangetroffen. De vallen stonken en er waren maden ontwikkeld in het kattenvoer door de hoge temperaturen. De val is daardoor waarschijnlijk niet aantrekkelijk voor de noordse woelmuis. Besloten is om het kattenvoer uit de val te laten. Daardoor wordt de bosspitsmuis als niet-doeldier waarschijnlijk ook niet aangetrokken tot de val. Er is bijgehouden wat het effect op de bosspitsmuis over de hele vangperiode is geweest en wordt vergeleken met een vangst in 2007 (tabel 16). De wijze van merken is ter goedkeuring voorgelegd aan de Vereniging voor Zoogdierbescherming (VZZ).

De planning is om per vangstweek in 7 typen biotopen te vangen, gedurende elf weken in juli-september. Mogelijke voorkeur of concurrentie invloeden per tijdvak kan daardoor worden onderzocht. Een week is er niet gevangen (vakantie: week 33). De plaats en verdeling van de vallen in het gebied staat weergegeven in figuur 3. De voorkomende habitatten zijn uitgekozen aan de hand van de kaart natuurtypen (Bijlage 1). Er is een voorselectie gemaakt aan de hand van literatuur over het voorkomen van de Noordse woelmuis in Nederland. In Nederland komt de noordse woelmuis vooral voor in terreinen die nat en schraal zijn. Doordat de dieren in deze gebieden wel kunnen overleven wordt waarschijnlijk concurrentie met andere woelmuizen vermeden. Bostypen en soorten habitat waar de noordse woelmuis volgens de literatuur niet voorkomen zijn daarom niet meegenomen. Er is gevangen in de habitat typen eenjarig riet, overjarig riet, veenmosriet, moeras, dotterbloemgraslanden en moerasheide. Tijdens de vangst werd in een ander project het voorkomen van noordse woelmuis in grasland aangetoond. Een aantal van deze gebieden zijn daarom vanaf week 35 in het protocol opgenomen. Door beheermaatregelen waren sommige op de kaart Natuurtypen (bijlage 1) aangegeven habitatten niet meer aanwezig (overjarig riet). Doordat sommige natuurtypen minder voorkomen is daar beperkt gevangen (moeras). De resultaten van de vangsten kunnen daarom alleen een indicatie geven over het gebruik van deze gebieden door de noordse woelmuis.

De positie van de vallen is met een gps systeem (global position system) vastgelegd in het veld (Bijlage 2). De vallen zijn zoveel mogelijk uitgezet volgens het vangprotocol (Koelman, 2007). Op elke vanglocatie werden de vallen opgesteld in twee rijen van tien met tien meter tussenruimte. De vallen staan dan verdeeld over een gebied van 1000 m². Daarnaast wordt het oppervlak tot 5 meter afstand aan de randen van het vallengebied gebied meegerekend omdat dieren uit de omgeving ook in de val kunnen komen (Wilson & Anderson, 1985). De verdeling van de vallen was in deze gebieden echter niet optimaal. De vorm van het gebied of kruisend water noodzaakte soms om vallen in een L vorm neer te zetten. In andere gebieden waren door problemen met coördinatie, de vallen slecht uit gezet waardoor de afstand tussen de vallen kleiner was dan 10 meter. De uiteindelijke grootte van het valgebied

kan daarom sterk variëren (tabel 1.). Met GPS is de uiteindelijke val- oppervlakte berekend. De dichtheid wordt weergegeven in aantal muizen per hectare.

Doordat deze vangsten door één persoon worden uitgevoerd is het niet mogelijk om de dieren te meten op de rug. De dieren zijn op vier poten staand gemeten langs de flank van neuspunt tot anus. Hierdoor zijn de lengte maten kleiner dan in werkelijkheid. Het is onbekend hoe groot het verschil in meting is. De verschillen tussen de dieren zijn daardoor wel te meten. De gewichtsmetingen zijn door het kapotgaan van de meetapparatuur niet betrouwbaar en gedurende een periode niet uitgevoerd. Het vervangende apparaat functioneerde niet goed waarna de gewichtsmetingen zijn gestaakt. Omdat de drie klassen te weinig data opleveren zijn de dieren opnieuw ingedeeld in twee klassen. Kleiner dan 8 cm (juveniel) en groter dan 8 cm (adult). De data van de gewichtsmeting en lengte maten is daarvoor uitgezet in een grafiek en het afsnijpunt van 28 gram is genomen. Vanaf dit gewicht is de subadult in staat om zich voort te planten (Gliwicz, 1997). Het verschil tussen subadult en adult verdween geleidelijk vanaf week 34 en werd ook daardoor moeilijk in te schatten. De metingen zijn alleen bij een gedeelte van de gevangen populatie uitgevoerd.

Berekeningen met de verzamelde data

Berekeningen in Mark; een enkele parameter kans (p)

Om de vanggegevens te analyseren moet de kans worden bepaald dat groepeergegevens in een bepaalde structuur voorkomen. Bijvoorbeeld: Wat is de kans (p) dat een groep gemerkte dieren de tijd van i-1 tot 1 overleeft. Deze analyse kan worden gedaan met een maximum likelihood berekening. De kans om de genoemde periode te overleven, wel of niet, is een binomiale kansverdeling. Binomiale coëfficiënten worden gebruikt om het aantal mogelijke combinaties van een groep waarnemingen (n) te berekenen uit een totale populatie van N individuen. De waarschijnlijkheid van de combinaties -het aantal gebeurtenissen (y) in deze vangst gegevens- als de kans op de gebeurtenis bekend is een de probability functie (1) .

In het onderzoek is de totale groep gemerkte dieren bekend (N= totale groep gemerkte dieren). Ook is de waarschijnlijkheid van de gebeurtenis bekend geworden (y = x dieren gevangen die de periode van i-1 tot 1 hebben overleefd). Onbekend is de kans (p) dat de gebeurtenis voorkomt zoals tijdens het onderzoek is gevonden. Om deze waarde te vinden kan de likelihood functie berekend worden (2). Door het invullen van de gegevens van de vangst (N, y) kan de maximale waarde van de kans p berekend worden.

$$f(y|N, p) = \binom{N}{y} p^y (1-p)^{(N-y)} \quad (1) \quad f(p|N, y) = \binom{N}{y} p^y (1-p)^{(N-y)} \quad (2)$$

f = maximum likelihood van de parameter voor de streep (f (y | ...) (probability functie: waarschijnlijke frequentie gebeurtenis (y) wordt gezocht, kans is bekend)

f = maximum likelihood van de parameter voor de streep (f (p | ...) (likelihood functie: kans (p) wordt gezocht, gegevens zijn bekend)

y = gebeurtenis (bijvoorbeeld overleven van bepaalde periode van n individuen)

p = kans op gebeurtenis (p = kans "wel" ; 1- p = kans "niet")

N = populatie gemerkte dieren

$$\binom{N}{y} \quad (\text{binomiale coëfficiënt}) = N! / (y! (N-y)!) \quad N! \text{ (N faculteit)} = N * N-1 * N-2 \dots \quad (\text{bijvoorbeeld voor } N=5 \quad N! = 5 * 4 * 3 \dots)$$

De maximale waarde van de likelihood functie kan gevonden worden door de eerste afgeleide op te lossen voor p (2).

Door het natuurlijk logaritme (ln) te nemen verandert de likelihood functie in de log-likelihood (3).

$$\mathcal{L}(p|data) = p^y(1-p)^{(N-y)} \quad (2) \quad \ln \mathcal{L}(p|data) = y \ln(p) + (N-y) \ln(1-p) \quad (3)$$

Door deze transformatie kan p door de computer berekend worden.

De afgeleide (∂) van de log-likelihood (ln p) kan worden opgelost met de data (N,y) voor een benadering van p (4);

$$\frac{\partial [\ln \mathcal{L}(p|data)]}{\partial p} = \frac{y}{p} - \frac{(N-y)}{(1-p)} = 0 \quad \hat{p} = \frac{y}{N} \quad (4)$$

Door de tweede afgeleide op te lossen en de negatieve inverse (5) te nemen is een benadering van de variantie (var) van p te berekenen (6).

$$var(\hat{p}) = \left[- \left(\frac{\partial^2 \ln \mathcal{L}(p|data)}{\partial p^2} \right) \right]_{p=\hat{p}}^{-1} \quad \frac{\partial^2 \mathcal{L}}{\partial p^2} = -\frac{Np}{p^2} - \frac{N(1-p)}{(1-p)^2} = -\frac{N}{p(1-p)} \quad (5) \quad var(\hat{p}) = \frac{p(1-p)}{N} \quad (6)$$

Door het vergelijken van de waarden van p in verschillende vangsten kan uiteindelijk een analyse van de overleving uit de vanggegevens gedaan worden.

Multinomiale uitbreiding de berekening in Mark: de parameter vangst (recapture (Φ)) en 'blijkbare' overleving (apparent survival (p)).

De binomiale berekening kan alleen voor een enkele parameter worden uitgevoerd. De log likelihood kan uitgebreid worden voor meerdere parameters. De berekening is dan multinomiaal voor $K = x + 1$ parameters. Omdat de som van de kansen 1 moet zijn is de laatste parameter afhankelijk van de x andere parameters. De multinomiale coëfficiënt blijkt in deze berekeningen een constante te zijn en wordt verder niet berekend, de functie wordt dan bijvoorbeeld voor $K = 5$ (7).

$$\ln \mathcal{L}(p_i|N, y_i) = y_1 \ln(p_1) + y_2 \ln(p_2) + y_3 \ln(p_3) + y_4 \ln(p_4) + y_5 \ln(p_5) + y_6 \ln(p_6) \quad (7)$$

p_i = kans ($p_1, p_2, p_3, p_4, \dots, p_i$) Voor de berekening van de recapture en survival kans wordt de som: $\ln \square ((p, \Phi) | N, y)$

Φ = recapture (terugvangst)

p = apparent survival (blijkbare overleving)

y_i = gebeurtenis ($y_1, y_2, y_3, y_4, \dots, y_i$) (y_3 is dan bijvoorbeeld de groep teruggevangen dieren tijdens vangst drie)

N = totale gemerkte populatie

\ln = natuurlijk logaritme

$\ln l$ = log likelihood

Elk dier heeft een telkens weer een gelijke kans om in een val terecht te komen en gevangen te worden. Na een aantal vangsten kan een vanggeschiedenis N samengevat worden als 111 (elke keer teruggevangen N^{111}) of 110 dat wil zeggen twee keer teruggevangen en daarna niet meer gezien (N^{110}) tot alle gevonden combinaties zijn opgenomen. De aantallen dieren die met een specifieke vanggeschiedenis zijn gevonden vormen de frequentie van de gebeurtenis y .

$$N^{111} = \phi_1 * p_2 * \phi_2 * p_3$$

$$N^{110} = \phi_1 * p_2 * \phi_2 * (1 - p_3)$$

$$N^{101} = \phi_1 * (1 - p_2) * \phi_2 * p_3$$

$$N^{100} = \phi_1 * (1 - p_2) * \phi_2 * (1 - p_3)$$

Vanggeschiedenis N^{110} (1=vangst; 0=geen vangst)

ϕ =recapture (hervangst)

p = apparent survival (blijkbare overleving)

De log likelihood wordt gemaximaliseerd voor de waarde van p en ϕ aan de hand van de ingevoerde gegevens van de vangsten (frequenties waarin de individuen voorkwamen per vanggeschiedenis)(8). Bijvoorbeeld voor $\ln(l) = \ln(N^{111}) + \ln(N^{110})$ wordt de berekening:

$$\ln L(\phi, p) = (\text{freg}) \ln(\phi_1) + (\text{freg}) \ln(p_2) + (\text{freg}) \ln(\phi_2) + (\text{freg}) \ln(p_3) + (\text{freg}) \ln(\phi_1) + (\text{freg}) \ln(p_2) + (\text{freg}) \ln(\phi_2) + (\text{freg}) \ln(1 - p_3) \quad (8)$$

(freg) = frequentie waarin een bepaalde groep individuen op een bepaald tijdsinterval gevangen wordt.

ϕ =recapture (hervangst)

p = apparent survival (blijkbare overleving)

Door de tweede afgeleide op te lossen en de negatieve inverse te nemen is een benadering van de variantie te berekenen van de multinomiale functie (9). De variantie wordt daarmee op dezelfde manier berekend als de binomiale functie. Door de hoeveelheid bewerkingen wordt deze hier niet verder uitgewerkt.

$$\text{Variantie van de multinomiale likelihood} = \frac{\partial^2 \ln \mathcal{L}}{\partial \theta_i \partial \theta_i} \quad (9)$$

$\ln l$ = log likelihood functie

ϕ =recapture (hervangst)

∂^2 = tweede afgeleide

∂ = afgeleide

Met de gevonden gegevens (data) kunnen nu de maximale waarden voor p en ϕ gevonden worden. De keuze voor het model wordt bepaald aan de hand van de berekende log likelihood waarde.

Model keuze in Mark

Eigenlijk kunnen alleen modellen die al op elkaar lijken met elkaar vergeleken worden. Om verschillend opgebouwde modellen met elkaar te kunnen vergelijken wordt de 'Akaike's Information Criterion' (AIC) gebruikt in de Mark.

De AIC wordt bepaald door de waarde die berekend is in de likelihood in de verschillende modellen in te voeren. Hoe meer het resultaat lijkt op wat tijdens de vangst gevonden is des te beter is het model. Het model wordt ook getoetst op het aantal gebruikte parameters en de variantie. Als die groot zijn is het model slechter. Het meest waarschijnlijke model heeft de AIC met de laagste waarde (10).

$$AIC = -2\ln(\mathcal{L}) + 2K \quad (10)$$

K = aantal parameters

AIC = akaike information criterium

$\ln(l)$ = log likelihood

Model correctie; te weinig gegevens

De AIC_c is de gecorrigeerde AIC berekening die compenseert wanneer er veel parameters gebruikt moeten worden om de gegevens te verklaren (11). Als een kleine gegevensverzameling (n = aantal gegevens) wordt gebruikt zijn een klein aantal parameters al te veel. Hoe groter de gegevensverzameling is hoe kleiner het effect van de correctieterm.

$$AIC_c = -2 \log(\mathcal{L}(\hat{\theta})) + 2K + \left(\frac{2K(K+1)}{n-K-1} \right) \quad (11)$$

K = aantal parameters

AIC = aikaike information criterium

$\ln(l(\Phi))$ = log likelihood (in dit voorbeeld voor recapture)

Model correctie: de gegevens passen niet goed

Soms is er geen duidelijke reden voor de verschillen in vangsten er blijft dan veel variantie over. Voor deze heterogeniteit kan gecorrigeerd worden door de uitkomst van de AIC berekening te delen door \hat{c} (c-hat)(12). De som wordt dan de Quasi AIC genoemd. De \hat{c} parameter heeft in een ideale situatie een waarde van 1(13). De waarde van \hat{c} is een momentopname. De \hat{c} parameter kan geoptimaliseerd worden naar waarden rond 1 als de oorspronkelijk gevonden waarde niet groter is dan 2,5-3. Het gemiddelde van de \hat{c} waarden wordt hiervoor gebruikt na een iteratief proces; bootstrapping. Als de \hat{c} waarde veel groter is kan er niet gecorrigeerd worden. De herberekening in de QAIC heeft dan geen relevant effect.

$$QAIC = -2 \log((l) / \hat{c}) + 2K \quad (12)$$

$$\hat{c} = \chi^2 / df \quad E(\chi^2) = df \quad E(\hat{c}) = 1 \quad (13)$$

K = aantal parameters

QAIC = quasi aikaike information criterium

$\ln(l)$ = log likelihood

\hat{c} = variantie inflatie factor

χ^2 = chi kwadraat

$E()$ = model

Een combinatie zoals $QAIC_c$ wordt vaak toegepast omdat er bij kleine gegevensverzamelingen veel variatie in de gegevens wordt gevonden.

Model selectie: relatief gewicht

Het model met de kleinste waarde na de AIC berekening is het meest waarschijnlijke model. In de uitvoer worden de verschillende waarden van de modellen tegen elkaar gewogen. Als de modellen erg op elkaar lijken (aantal parameters en variantie) en even grote waarde hebben (AIC) is er weinig verschil en is het gewicht van het beste model laag (14).

$$w_i = \frac{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}{\sum \left\{ \exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right) \right\}} \quad (14)$$

w = gewicht

\exp = exponent (e)

Σ = sommeren van alle andere modellen in de uitvoer

Model selectie: statistische relevantie

In de uitvoer van de Mark staat het verschil van de berekende AIC uitkomsten tussen twee modellen als de Delta AIC ($(\Delta)AIC$) in de uitvoer. Wanneer het verschil tussen de AIC uitkomsten van twee modellen kleiner is dan 2 bestaat er weinig verschil tussen de modellen. Ze zijn waarschijnlijk even goed. Is het verschil in de AIC waarden ergens tussen 2 en 5 dan is er een grote kans dat er een relevant verschil is met het voorgestelde beste model. Als het verschil ($(\Delta)AIC$) groter is dan 7 is er statistisch gezien ($\alpha = 0,05$) voldoende bewijs dat dit het beste model is om de gegevens uit de vangst te verklaren.

Uitbreiding van het model: co-varianten

De simpeler modellen zijn voornamelijk gebaseerd op de (wel of geen) variatie in vangkans tijdens de vangst. $M(o)$ is berekend met een gelijke vangkans gedurende de totale vangstperiode. Bij $M(t)$, (h) of (b) varieert de vangkans respectievelijk met de tijd, tussen individuele dieren of na de eerste vangst en combinaties hiervan (zoals $M(b, t)$).

Bij de modernere modellen is het ook mogelijk om co-varianten toe te voegen als sekse, leeftijd en natuurtipe om verschillen tussen de vangsten in locaties te proberen te verklaren. Deze co-varianten worden per individu en in groepen (cohorten) berekend. De berekening hiervan voert te ver voor deze introductie voor de capture recapture berekening.

Populatie berekening N

In de vroegere modellen werd de populatie berekend met uitbreidingen van de lincoln peterson schatter. De aanname is dat de populatie gesloten blijft tijdens de vangsten.

De populatie kan dan berekend worden door een uitbreiding van de lincoln peterson functie (15). De populatie kan ook met behulp van de berekende vangkans (\hat{p}) geschat worden (16):

$$N_{\text{peterson}} = n_1 * n_2 / m_2 \quad (15)$$

N = berekende totale populatie

n_1 = gemerkte en ongemerkte dieren in vangst 1

n_2 = gemerkte en ongemerkte dieren in vangst 2

m_2 = totaal aantal gemerkte dieren na vangsten 1 en 2

$$N = (M_{1-j} / m_j) * n_j \quad (\hat{p} = m_j / M_{1-j}) \quad N = n / \hat{p} \quad (16)$$

m_j = gemerkte dieren teruggevangen op tijd j

M_{1-j} = totaal aantal gemerkte dieren voor tijd j

\hat{p} = vangkans

n_j = aantal dieren (gemarkt en ongemarkt) gevangen op tijd j

N = berekende totale populatie

Voor de modernere modellen wordt aangenomen dat de populatie niet gesloten is tijdens de vangst. Dieren kunnen emigreren of overlijden terwijl de vangst bezig is. De populatie berekening kan daarom alleen een benadering zijn. De recapture of vangkans wordt telkens weer berekend voor twee groepen; de dieren die gemerkt zijn maar nog niet teruggevangen en de dieren die wel teruggevangen worden. Als

deze waarden ongeveer gelijk blijven in de verschillende vanggeschiedenissen van een vangst wordt de populatieberekening goed benaderd. De tussenliggende waarden geven een indicatie van de richting waarin de populatie groeit (de parameters λ ($\lambda = N_{i+1}/N_i$) en f ($f = B_i/N_i$ = aantal dieren dat nieuw in de populatie komt / per dier dat al in de populatie zit (recruitment factor)) in de uitvoer tabellen ($\lambda = f + \Phi$)).

Overleving S

De echte overleving is een functie van het aantal dieren dat per vangst overleeft relatief tot de dieren die vanaf de eerste vangst overleven (17). De vangkans kan gebruikt worden in de likelihood functie om een benadering van S te berekenen (18).

$$\hat{S}_i = \frac{y_i}{n_i} \quad (17) \quad \mathcal{L}(\theta | n_i, y_i) = \prod_{i=1}^t S_i^{y_i} (1 - S_i)^{(n_i - y_i)} \quad (18)$$

l = likelihood (berekening waarschijnlijke waarde van "overleving" met de data y en n)

Φ = recapture (terugvangst)

Π = product van de functie van tijd 1 tot t : $S(1-S)^{(n-y)} * S(1-S)^{(n-y)} * \dots$

S_i = overleving (survival)

Y_i = aantal dieren dat het interval overleeft heeft

n_i = aantal dieren dat tot dusver alle voorgaande tijdsintervallen heeft overleefd ($i-1, i$)

Met de waarde S kan de levensduur worden berekend (19).

$$\text{lifespan} = (1 / -\ln(S)). \quad (19)$$

lifespan = levensduur

\ln = natuurlijk logaritme

S = overleving (survival)

De verschillen in levensduur tussen groepen en vangsten kunnen bijdragen aan de analyse van de vanggegevens.

Statistische test 'Release; goodness of fit (GOF)'.

Dit programma voert een statistische test uit op de groepen gevormd in de berekeningen.

TEST 1 (Between Groups Test): Test voor algemene verschillen tussen groepen.

TEST 2 (recapture test) + TEST 3 (survival test). Deze testen gaan vooral over de aanname 1 en 2.

De aannames voor een geldige berekening zijn;

1. Elke dier heeft dezelfde kans om hervangen te worden
2. Elk gemerkt dier heeft dezelfde overlevingskans
3. Een merk wordt niet gemist of verloren
4. Alle dieren worden "gelijktijdig" gevangen en dieren worden direct vrijgelaten na de vangst.
5. Dieren beïnvloeden elkaar niet.

Een slecht passend model (lack of fit) kan veroorzaakt worden doordat de gegevens niet evenwichtig verdeeld zijn. De oorzaak kan uit groepspecifieke problemen voortkomen. Het model zou dan wel goed passen maar groepseffecten vertroebelen de resultaten. In dat geval is de test 2 of 3 significant. De vangsten zijn door één persoon uitgevoerd waardoor er waarschijnlijk weinig verschillen zijn in de omgang met de gevangen dieren tussen de verschillende vangsten (Pryde, 2003, Armstrup,

McDonald & Manly, 2005, Cooch & White (Eds), 2008). Daarnaast zijn voor enkele parameters statistische test uitgevoerd met het statistiekprogramma SPSS versie 16.1.

Toegepaste parameters

De op de modellen toegepaste variabelen zijn habitat, wind, leeftijd en tijdseffect.

De habitat type is gedefinieerd naar voorkomen zoals op de kaart natuurtypen (bijlage 1). Voedselaanwezigheid wordt gedefinieerd naar biomassa. In dit onderzoek worden deze verschillen onderscheiden als biomassa klassen: < 100 (moerasheide), 100-200 (moeras, veenmosrietland, overjarig riet, eenjarig riet en dotterbloemhooilanden) en > 200 kg _{totaal} /ha/jaar (weiland, graslanden) (Tolkamp et al, 2006). Deze biomassa klassen zijn mogelijk te gebruiken als een maat voor het concurrentie vermogen van de noordse woelmuis. Bij een biomassa boven de 200 kan de veldmuis waarschijnlijk concurreren met de noordse woelmuis. Het voorkomen van de soort is daarom vooral onderzocht in de gebieden met een biomassa tussen 100 en 200 kg/ha/jaar. In de lagere schaal zijn ook een aantal vallen gezet. De biomassa is daar echter waarschijnlijk niet voldoende om een populatie te onderhouden. Doordat de dieren hun habitat waarschijnlijk niet verlaten gedurende de winter moet het voedselaanbod het hele jaar voldoende zijn (Rosario, Cardoso & da Luz Mathias, 2008).

De variabele “ Beschutting” is gedefinieerd als “Beschut” <250 meter van bos. Beschutting of windsnelheidsreductie wordt geacht aanwezig te zijn achter de bomenrij over een oppervlak van 20 * boomhoogte. De boomhoogte is geschat op 10 m aan de hand van boomtype en leeftijd van bossage. De effecten zijn het sterkst vlak achter de bomen maar hebben op grote afstand nog effect. Onbeschut zijn de habitatten waarin geen beschutting voorkomt: “Onbeschut” >250 meter van een bos. Berekend is het effect voor wind komend van het zuidwesten en noordoosten (heersende wind in zomer en winter). De oriëntatie van het bos is gemeten haaks op de windrichting (O’Connell & Sarre (Eds), 1997). De afstanden zijn gemeten met de Garmin kaart- en programmatuur (Map Source) met de GPS locaties van de vangsten. De grotere bossen zijn op de Garmin kaart grof aangegeven en bestaan al enige tijd. De parameter locatie is aan de hand van kilometerhokken getoetst (Huigen, 2007).

De variabele Leeftijd is beperkt tot juveniel en adult zoals eerder beschreven (onderzoeksopzet). Bekend is dat vangkansen kunnen variëren tussen leeftijdsklassen, deze factoren kunnen binnen een populatie variatie veroorzaken. Een van de aannames van de modelberekening is dat er geen verschillen zijn in de behandeling tussen dieren die de hervangst kunnen beïnvloeden. Er is een verschil in de behandeling tussen dieren. Jonge dieren reageren gelaten op vastpakken en merken. Subadulten weren zich al wat meer en proberen het merken te ontwijken. Volwassen dieren bijten en verweren zich soms dusdanig dat het proces van merken lang duurt en daardoor een onaangename beleving wordt. Deze verschillen moeten effect hebben op de terugvangst. Er is getracht om de simpelste merken voor de eventueel te vangen volwassenen te bewaren. Tijdseffecten zijn op verschillende manieren getest. Voor alle soorten habitat zijn de data verdeeld naar 10 vangsten per tijdperiode. In totaal zijn er 4 tijdperioden samengesteld.

Resultaten

1.1 Resultaten vangsten



Figuur 5. De vangstlocaties in het gebied de Nieuwkoopse plassen. De nummers corresponderen met week waarin is gevangen, de letters met de vangstlocaties.

In figuur 5. zijn de vangstlocaties weergegeven waarnaar verwezen word in de tekst. De cijfers verwijzen naar de opeenvolgende vangsten (1 was een test en is niet opgenomen in de kaart). De vangsten beginnen bij week 28 als locatie 2. De letters zijn de verschillende plekken waar in die week de vallen hebben gestaan. In het overzicht is te zien dat de meeste moerasheide (paars) en veenmosrietland (mosgroen) in het midden voorkomt. Moeras (lichtgroen) en overjarig riet

(donkerbruin) komen beperkt voor. In het oosten liggen een groot gebied met eenjarig riet (geel). Oostelijk ligt ook in het zuiden het gebied de Haeck waar andere habitat typen voorkomen. Gras is niet apart aangegeven maar is het witte gebied aan de onderkant van de kaart (zuiden).

locatie nr.	habitat omschrijving	noordse woel muizen (individu)	effectief val gebied (m ²)	muis per ha	totaal habitat (ha)	noordse woel muis (totaal)	rosse woel muis	bos spits muis	bos muis	vallen bijzondere vangst	onklaar	aantal vallen onklaar (totaal)	adjusted trap succes (%)
Moerasheide (4010)													
4b	Moerasheide (midden)	0	1000	0	4,9	0			4			4	
4c		5	1000	50		7		1				1	7,33
6b	Moerasheide (aan meer)	0	1000	0	10,0	0		2				2	
11a	Moerasheide (de Haeck)	3	1500	20	1,5	8	4	2				6	8,89
Veenmosrietland (7150)													
5b	Veenmos (midden (geplagd))	17	1000	180*		31		2		dwergmuis (1)		3	38,51
5a	Veenmos (midden)	10	1000	50	10,3	10		4		zwarte mieren (nest)		4	11,00
5d		4	1000	40		4						4	4,26
6c	Veenmos (aan meer)	0	1000	0	1,0	0		2				0	
6d	Veenmos (west)	1	1000	10	1,0	2						2	2,02
8b	Veenmos (west)	0	1000	0	0,3	0	2	2	1			5	
8d	Veenmos (west)	0	1000	0	0,6	0						0	
11b	Veenmos (de Haeck)	0	1000	0		0	2	6				8	
11c	Veenmos (de Haeck (drijtil))	0	1500	0	1,5	0		3				3	
Eenjarig riet													
2a	Eenjarig riet (oost)	1	1800	5		1						0	1,01
10a		0	1000	0		keutels		4				4	
10b		5	1000	50		9		1		vallen (10)		1	9,53
10c		4	750	53	108,0	5		5				5	5,41
10d		0	1000	0		0			1			1	
10e		16	1500	106*		28		8				8	36,29
3d	Eenjarig riet (midden)	5	1000	50	1,2	6	3	10		huisspitsmuis (1)		14	11,00
4d	Eenjarig riet (west)	0	1000	0	20,0	0		13				13	
5e		4	1000	40		4						0	4,08
6a	Eenjarig riet (aan meer)	6	1000	60	6,8	9						0	9,43
8a	Eenjarig riet (west)	0	1000	0	1,0	0			5			5	
Dotterbloemhooiland (6310)													
3a	Dotterbloem (oost (geplagd))	2	1260	16	2,2	5		10				10	5,72
5c	Dotterbloem (midden)	13	1000	130*	0,4	21		4				4	24,69
7a	Dotterbloem (west)	0	1800	0	4,9	0	4	1				5	
9d		0	1800	0		0	9	3				12	
7c	Dotterbloem (midden)	9	1800	50	1,3	12		2				2	13,06
11d	Dotterbloem (midden)	18	650	277*	0,7	43		3		vallen (1)		4	59,41
8c	Dotterbloem (west)	0	1800	0	2,5	0				rode mieren (nest)		5	
9e	Dotterbloem (aan meer)	0	1500	0	1,8	0	1	5				6	
Overjarig riet													
3c	Overjarig riet (midden)	6	1000	60	1,2	6	21	13		dwergmuis (4)		38	10,18
5f	Overjarig riet (west)	0	1000	0	1,5	0		6				6	
7b	Overjarig riet (west)	0	1200	0	1,6	0	4	1				5	
7d	Overjarig riet (midden (bomen))	0	1000	0	1,0	0	18	2				20	
8e	Overjarig riet (aan meer)	3	1000	30	0,3	3		1				1	3,08
Moeras (7210)													
2b	Moeras (oost)	0	700	0	0,1	keutels				zwarte mieren (nest)		5	
3b	Moeras (midden)	7	1000	70	0,9	11	3	17				20	14,79
4a	Moeras (midden)	0	1000	0	0,4	0	23					23	
Grasland (7230)													
9a	Grasland (west)	0	1500	0	150,0	0		3				3	
9b		0	1000	0		0		4				4	
9c	Grasland (west)	0	1500	0	1,2	keutels		9				9	
11e	Grasland (midden)	3	1500	20	50,0	3		4		wezel (1);vallen(3)		8	3,32

Tabel 1. Resultaten van de vangsten met live traps. De locatie nummers staan ook in figuur 5. De habitat typering is volgens de Europese habitatrictlijn (Weeda, 2001).

De adjusted trapsucces is een manier om te corrigeren voor het aantal vallen dat in gebruik is door andere dieren of niet werkzaam zijn. De wezel haalt bijvoorbeeld de vallen uit elkaar waardoor ze niet meer werken (Mitchell & Balogh, 2007).

$$\text{Trapsucces (TS)} = \frac{\text{aantal gevangen dieren}}{\text{totaal aantal vallen} - (\text{niet werkzame vallen} - \text{gevangen niet-doeldieren})}$$

$$\text{Adjusted trapsucces (ATS)} = \text{Ln}(1 - \text{TS}) * (-100)$$

In tabel 1. is de “muis dichtheid” per hectare uitgerekend gecorrigeerd voor de variabele grootte van de valgebieden. De noordse woelmuis komt van nature niet in hoge dichtheden voor. Maximale aantallen kunnen variëren van 20 tot 100 dieren per hectare. In dit onderzoek zijn 4 locaties gevonden met hogere dichtheden. Mogelijk is de hoge dichtheid alleen plaatselijk en is het valgebied een bijzondere plek in het habitat. Dit lijkt het geval te zijn bij locatie 11d. In het aansluitende habitat zijn vangsten uitgevoerd en werd een normale dichtheid gevonden. Het valgebied in locatie 10e is waarschijnlijk wel te extrapoleren over het aansluitende gebied. Locatie 5b en 5c zijn een bijzondere plek omdat de hoge dichtheid in twee verschillende en aangrenzende habitat typen voorkomt. Waarschijnlijk is het valgebied hier ook de begrenzing van de hoge dichtheid. In een aantal gevallen is er geen dier in de val aangetroffen maar werden wel woelmuiskeutels gevonden op de val (tabel 1.). Het is van eerdere vangsten bekend dat de noordse woelmuis dit gedrag vertoont (Koelman, 2007). Het is onbekend waarom het dier niet in de val komt.



Figuur 6. Val met daarop woelmuiskeutels zoals dat soms wordt aangetroffen in het veld.

Door andere vangsten of vallen die door andere oorzaken onbruikbaar zijn kan het vangstsucces kleiner lijken. Daarom is het adjusted trapsucces uitgerekend en het vangstsucces gecorrigeerd voor verstoorde vallen weergegeven (Caughley, 1977). Er zijn drie locaties gevonden waar de rosse woelmuis en de noordse woelmuis tegelijkertijd werden gevangen (3b, 3c en 11a). De rosse woelmuis (*Myodes glareolus*) is geen directe concurrent van de noordse woelmuis omdat de voorkeur voor een bepaalde habitat uit elkaar ligt. De rosse woelmuis voelt zich thuis in een habitat met strooisel, riet en bomen. De andere vangsten zijn ook in de tabel weergegeven. Hun aantallen hebben weinig effect op het vangstsucces. De dwergmuis (*Micromys minutus*) en bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) zijn ware muizen en behoren tot een andere familie. Al de aangetroffen dieren vormen geen concurrentie voor de noordse woelmuis. De mierennesten en wezel vormen wel een gevaar voor de gezondheid van de muis. De verdeling van de gevonden dieren over het gebied staan ook in de bijlagen 2,3,4.

1.2 Populatie berekeningen per locatie.

De berekening met de Mark is uitgevoerd met verschillend programma 's. Het Capture programma is het oudste programma en is in staat om met veel verschillende manieren heel kleine data verzamelingen te gebruiken om een populatieschatting te maken. Om de populaties met elkaar te kunnen vergelijken moeten de berekeningen bij voorkeur met hetzelfde model worden uitgevoerd (Boulanger & Krebs, 1994). Model M(o) heeft de voorkeur omdat dit model met zo min mogelijk parameters de populatie schat (Link, 2004). Door verschillen in de data kon dit model echter niet overal worden toegepast. In locatie 11e werd een tijdseffect gevonden waardoor een ander model gebruikt moest worden. In dotterbloem 11d is een tijd (t) en gedragseffect (b) gevonden. In deze plek namen de vangsten toe met de tijd en werden dieren traphappy. In dit habitat werden zeer jonge dieren gevangen. Deze dieren kwamen ook met twee of drie tegelijk in de val. In sommige situaties kan een onbekend effect op de vangkans gevonden. De vangsten zijn dan heel verschillend of heterogeen M(h). Verschillende modellen kunnen ook samen toegepast worden (bijvoorbeeld een tijd en gedragseffect M(tb) zie tabel 2). Dit programma berekent geen survival of recapture maar een algemene vangkans (\hat{p}). De Recapture is een moderner programma dat de tijdens de eerste vangst gemerkte dieren in de populatie gebruikt om de populatieschatting te doen. Er wordt rekening gehouden met de variatie die ontstaat doordat er een aantal keer gevangen is. Dieren reageren verschillend op vangen, de een komt elke keer terug en de ander komt nooit meer. Dit effect komt terug in de blijkbare overleving (P) en de hervangst parameters (C). De blijkbare overleving berekent de kans dat het dier op een zeker moment weer gezien wordt en dus nog in leven is. De hervangst variabele berekend de kans dat een gemerkt dier weer gevangen wordt. Hij is niet te berekenen als dieren niet hervangen worden zoals in de locaties "overjarig riet" (tabel 2. Locaties 3c en 8e).

Met het Recapture model en de Jolly- en Popan programma's kunnen kleine databestanden niet berekend worden. Voor de totale "populatieschatting" worden daarom de ruwe vangst aantallen meegeteld als er geen schatting is gemaakt door het programma. In de Jolly- en Popan berekeningen worden zowel gemerkte als ongemerkte (tijdens tweede, derde etc vangst gemerkt) dieren meegenomen in de berekening. Door de uitgebreidere berekeningen kan het programma soms geen uitkomst krijgen. Als Jolly vastloopt, kan Popan het vaak wel uitrekenen en omgekeerd. Het Jolly programma berekend voor de totale gepoolde populatie (populatie totaal) een lagere populatieschatting dan de locaties apart. Als Jolly Seber en Popan modellen samen worden toegepast lijken ze wel tot een relevante uitkomst te komen. De verschillende berekeningen zijn alleen opgenomen als de standaardafwijking te berekenen was en de populatie aantallen reëel waren. Standaardafwijkingen die te klein of te groot zijn (10^{-4} of 10^4) worden weergegeven als (-). Populatie aantallen van 3000 of 0,7 stuks zijn niet opgenomen. De populatie schatting van natuurtype "Moeras" is als uitzondering toch opgenomen ondanks de nogal hoge intervalschatting.

Natuurtypen		closed capture (gesloten model)				recapture (open/gesloten model)				Jolly Seber/Popan (open modellen)				jolly seber/popan		
gevangen/hervangen		p	hat	N berekend	model	p	c	N berekend	model	p	c	N berekend	model	interval	lambda(L) pent(P)	
Moerasheide																
4c	Moerasheide	5	2	0,60	5 (0,72)	M(o) ¹		0,05 (0,3)	0,25 (0,15)	5 (-)	p(.)c(.)N(.)	0,95 (-)	0,29 (0,22)	3,25 (2,77)	p(.)c(.)L(t)N(t)	
11a	Moerasheide	3	5	0,53	3 (0,28)	M(o) ¹		0,60 (0,21)	0,50 (0,15)	3 (-)	p(.)c(.)N(.)					
totaal gepoolde data		8										0,88 (-)	0,74 (0,001)	8 (-)	p(t)c(t)P(.)N(.)	
Veenmosrietland																
5b	Veenmos	17	14	0,31	21 (2,65)	M(th) ⁵		0,44 (0,1)	0,22 (0,06)	23 (-)	p(t)c(.)N(.)	0,72 (0,09)	0,54 (0,12)	19,4 (2,9)	p(.)c(t)P(.)N(.)	
5a	Veenmos	5	5	0,29	5 (0,77)	M(o) ¹		0,33 (0,25)	0,45 (0,15)	5,21 (2,0)	p(.)c(.)N(.)	1 (-)	0,49 (0,43)	3,98 (2,76)	p(t)c(.)L(t)N(.)	
5d	Veenmos	4	0	0,20	4 (2,7)	M(h) ²		0,31 (0,29)	(-)	4,20 (2,23)	p(.)c(.)N(.)					
6d	Veenmos	1	1													
totaal gepoolde data		27						0,48 (0,03)	0,26 (0,05)	26 (-)	p(t)c(t)N(.)	0,81 (0,09)	0,43 (0,1)	33,76 (4,51)	p(.)c(.)P(.)N(.)	
Eenjarig riet																
2a	Eenjarig riet	1	0													
10b	Eenjarig riet	5	4	0,36	5 (0,98)	M(o) ¹		0,24 (0,26)	0,40 (0,15)	6,18 (4,32)	p(.)c(.)N(.)	0,5 (0,17)	1 (-)	5 (-)	p(.)c(.)	
10c	Eenjarig riet	4	1	0,15	7 (4,26)	M(o) ¹		0,06 (0,34)	0,17 (0,15)	4 (-)	p(t)c(.)N(.)					
10e	Eenjarig riet	16	12	0,62	19 (0,17)	M(t) ⁴		0,64 (0,1)	0,22 (0,06)	16 (-)	p(.)c(.)N(.)	0,7 (0,11)	0,49 (0,16)	16,93 (9,09)	p(t)c(t)L(t)N(.)	
3d	Eenjarig riet	5	1	0,26	10 (7,32)	M(o) ¹		0,24 (0,26)	0,10 (0,09)	6,18 (4,31)	p(.)c(.)N(.)	1 (-)	0,14 (0,13)	6,2 (8)	p(.)c(.)L(.)N(.)	
5e	Eenjarig riet	4	0	0,20	4 (2,7)	M(h) ²		0,06 (0,34)	(-)	(-)	p(.)c(.)N(.)					
6a	Eenjarig riet	6	3	0,24	8 (2,36)	M(o) ¹		(-)	(-)	(-)	p(.)c(.)N(.)	0,74 (0,18)	0,64 (0,11)	10,23 (3,95)	p(.)c(.)P(.)N(.)	
totaal gepoolde data		41						0,19 (0,09)	0,20 (0,04)	41 (-)	p(t)c(.)N(.)	0,56 (0,07)	0,63 (0,8)	68,9 (13)	p(.)c(.)P(.)N(.)	
Dotterbloemhooiland																
3a	Dotterbloem	2	3													
5c	Dotterbloem	13	8	0,26	16 (3,07)	M(o) ¹		0,36 (0,14)	0,26 (0,08)	13 (-)	p(t)c(.)N(.)	0,76 (0,1)	0,62 (0,06)	23,99 (5,6)	p(.)c(.)P(.)N(.)	
7c	Dotterbloem	9	3	0,17	15 (5,75)	M(o) ¹		0,37 (0,17)	0,13 (0,07)	9 (-)	p(t)c(.)N(.)	0,55 (0,28)	0,39 (0,33)	(-)	p(t)c(.)L(t)	
11d	Dotterbloem	18	25	0,45	18 (1,52)	M(tb) ⁶		0,23 (0,13)	0,55 (0,08)	22,5 (6,24)	p(.)c(.)N(.)	0,88 (0,07)	0,76 (0,04)	24,8 (4,12)	p(.)c(.)P(.)N(.)	
totaal gepoolde data		42						0,27 (0,07)	0,33 (0,04)	54 (-)	p(t)c(.)N(.)	0,97 (0,06)	0,38 (0,11)	64,27 (5,92)	p(.)c(t)P(.)N(.)	
Overjarig riet																
3c	Overjarig riet	6	0	0,20	6 (3,39)	M(h) ²		0,27 (0,23)	(-)	7,01 (3,44)	p(.)c(.)N(.)	0,32 (-)	(-)	12,09 (-)	p(t)c(t)L(.)N(.)	
9e	Overjarig riet	3	0	0,20	3 (2,30)	M(h) ²										
totaal gepoolde data		9										(-)	1(-)	9 (-)	p(.)c(.)P(t)N(.)	
Moeras																
3b	Moeras	7	4	0,26	9 (2,21)	M(o) ¹		0,1 (0,24)	0,31 (0,13)	7 (-)	p(t)c(.)N(.)	0,97 (0,19)	0,64 (0,09)	14,29 (9)	p(t)c(.)P(.)N(.)	
Grasland																
11e	Grasland	3	0	0,20	3 (2,30)	M(h) ²										
populatie totaal per model		N=161				N=148				N=164						
Gepoolde populatie totaal (Jolly Seber)										90,37 (13,5)				p(.)p(t)L(.)N(.)	72-127	1,06 (0,07)

Tabel 2. Resultaten van de Mark populatie berekening met verschillende modellen en gepoolde data.

1.3 Samenvatting

Dotterbloemhooiland heeft gemiddeld de hoogste dichtheid met 136 dieren per hectare. Verrekend naar hectare heeft eenjarig rietland en veenmosrietland populaties van +/- 85 stuks per hectare bij berekeningen met de gepoolde data. Gras en moerasheide hebben populaties van 20 en 32 stuks per hectare. Voor de moerasdata is de originele vangst genomen (ruwe data) omdat de populatieberekeningen erg hoog uitkomen. Volgens de ruwe data is daar een populatie van 70 stuks per hectare. In deze vangsten is de andere veel voorkomende muizensoort in het habitat niet gemerkt en deze invloed op de vangst kan dan ook niet berekend worden met de Mark. De totale populatie over de vanggebieden wordt met de populatie berekeningen geschat op N= 164 is 69,02 muizen per ha gemiddeld. Omgerekend naar een optimaal valgebied kunnen 2 tot 10 volwassen dieren voorkomen met daarbij nog de juvenielen en subadulten (Gliwicz, 1997). Als de gebieden met hoge dichtheden worden gecorrigeerd voor het aantal juvenielen is de dichtheid voor locatie 5b tot 130 dieren per hectare en voor locatie 11d tot 169 dieren per ha. Voor de locatie 5c (80 dieren per ha) en locatie 10e (60 dieren per ha) vallen de aantallen dan binnen de norm (20 tot 100 dieren per ha).

2. Effecten van variabelen

2.1 Habitat



Figuur 7. Voorbeelden van habitat typen van links naar rechts: gras, veenmosrietland en eenjarig rietland

Habitat typen zijn geselecteerd zoals ze op de kaart zijn aangegeven (kaart huidig natuurtype bijlage 1.). Habitat lijkt een relevante parameter te zijn om de verdeling van de vangsten over het gebied te verklaren. Ook met de ruwe data vindt de gebruikelijke statistische software een significant effect (Tabel 4). De bewerking van de gegevens van alle habitat typen met de Mark modellen is gecompliceerd door problemen in de data verzameling. De statistische test “Release GOF” heeft te weinig data om Test 1. uit te voeren door de variatie in de kleine datagroepen van de natuurtypen “overjarig riet”, “moeras”, “gras” en “moerasheide”. De test 2 en 3 zijn significant voor de tekortkomingen in de data sets. De problemen worden, onder andere, veroorzaakt door de tijdseffecten in de gegevens van locaties 10e en 11d en het gebrek aan terugvangsten in de twee locaties “overjarig rietland”. Voor de berekeningen zijn de schaarse gegevens van “grasland” en “moeras” ook een probleem, in beide locaties is maar een enkele keer gevangen.

De berekeningen voor het model met alle habitat typen is uitgevoerd met Popan omdat het Jolly Seber programma het model niet kon uitrekenen. Ook Popan heeft problemen en kan daardoor geen goede schatting geven van de groei van de populatie ($p_{ent}=1(-)$). De populatie- en overleving schatting zijn daarom ook uitgevoerd met beperkte gegevens (alle natuurtypen typen behalve “grasland” en “moeras”).

Er lijkt een tendens te zijn naar een negatieve groei in de populatie “dotterbloemhooiland” en “veenmosrietland” ($L=0,95$ en $0,93$. Tabel 3). De gegevens van de locatie “overjarig riet” bestond uit enkel eerste vangsten. Waarschijnlijk is daardoor de groei factor zo hoog ($L=1,57$). Gebruikelijk voor muizenonderzoeken zijn waarden voor L van +/- 1,08 (Nichols, 1984 in Handbook of capture-recapture analysis, Armstrup et al, 2005).

Blijkbare overleving (P) is opgenomen in het Recapture model en lijkt relevant te zijn. Overleving (S) kon echter slechts voor twee habitat typen uitgerekend worden.

Omdat deze waarden over een korte periode (3 dagen) is verzameld is er slechts een grove inschatting te maken over het verschil in overleving in deze periode tussen de beide habitat typen. Overleving omgerekend in lifespan (levensduur) lijkt hoger in “veenmosrietland”. Helaas is de data moeilijk te duiden en er kan alleen een onderscheid worden gemaakt tussen “eenjarig riet” en “veenmosrietland” (standaardfout “moeras” is te groot).

Modellen met de zeven soorten habitat typen

	model	aic	Δ aic	weight	deviance	c-hat	parameters
recapture	P(g)C(.)	376,26	1,8	0,477	104,42	0,944 (-)*	8
closed pop estimation (CJS)	P(t)C(g)N(g)	122,59	9,3	0,957	133,22	0,91 (-)*	12
popan	P(.)C(.)pent)(g)N(g)	22495	0	0	21836,2	436,72	16
burnham	S(g) P(.) R (.) F(.)	378,42	2,39	0,714	104,42	0,96 (-)*	9

Populatie en overlevingswaarden voor zeven habitat typen

	N (CJS)	N (popan)	Pent	P (Recapture)	S (Burnham)	Lifespan = 1/-ln (S)
moerasheide	8	16 (4,18)	1 (-)	0,90 (0,10)	0,94 (7)	0
veenmosrietland	27	56 (8,57)	1 (-)	0,80 (0,08)	0,88 (7)	7,82
eenjarig rietland	41	52 (4,19)	0,13 (0,02)	0,72 (0,08)	0,75 (6)	3,4
dotterbloemhooiland	42	53 (4,27)	0,13 (0,02)	0,96 (0,05)	0,99 (7)	0
overjarig rietland	9	18 (4,66)	1 (-)	0	0	0
moeras	7	14 (4,08)	1 (-)	0,74 (0,19)	0,77 (6)	3,8
grasland	3	6 (2,64)	1 (-)	0	0	0

Modellen met vijf soorten habitat typen

	model	aic	Δ aic	weight	deviance	c-hat	parameters
recapture	P(g)C(.)	384,27	1,86	0,556	102,11	0,96 (0,72)*	6
closed pop estimation (CJS)	P(t)C(g)N(g)	109,29	10,56	0,991	123,98	0,92 (-)*	10
jolly seber (JS)	p(.)C(.)L(g)N(g)	502,29	0	0	0	0	4
burnham	S(g) P(.) R (g) F(g)	395,02	1,52	0,149	102	0,94 (2,81)*	11

Populatie en overlevingswaarden voor vijf habitat typen

	N (CJS)	N (JS)	L	P (Recapture)	S (Burnham)	Lifespan = 1/-ln (S)
dotterbloemhooiland	42	39,56 (4,77)	0,95 (0,05)	0,40 (0,04)	1 (-)	0
eenjarig rietland	42	31,80 (4,82)	1,05 (0,04)	0,23 (0,04)	0,75 (0,08)	3,48
veenmosrietland	27	27,51 (4,33)	0,93 (0,05)	0,26 (0,05)	0,85 (0,08)	6,15
overjarig rietland	9	2,26 (-)	1,57 (-)	0	0	0
moerasheide	8	4,54 (1,99)	1,12 (0,09)	0,39 (0,11)	0,92 (0,11)	0

Met het model recapture is getest of de parameter (g) de data beter kan verklaren dan tijd (t) of (.).

Δ aic (relatief met volgende beste model)

P= blijkbare overleving

C= hervangst

Populatie aantallen zijn uitgerekend met closed capture (CJS model) en Popan / Jolly Seber model.

N = berekende populatie

L= lambda (de verandering in de populatie gedurende de vangst, L is groter of kleiner dan 1)

Pent= de kans op de vaargenomen verandering in de populatie gedurende de vangst, Pent is groter of kleiner dan 1)

Overleving is uitgerekend met het Burnham model (CJS model)

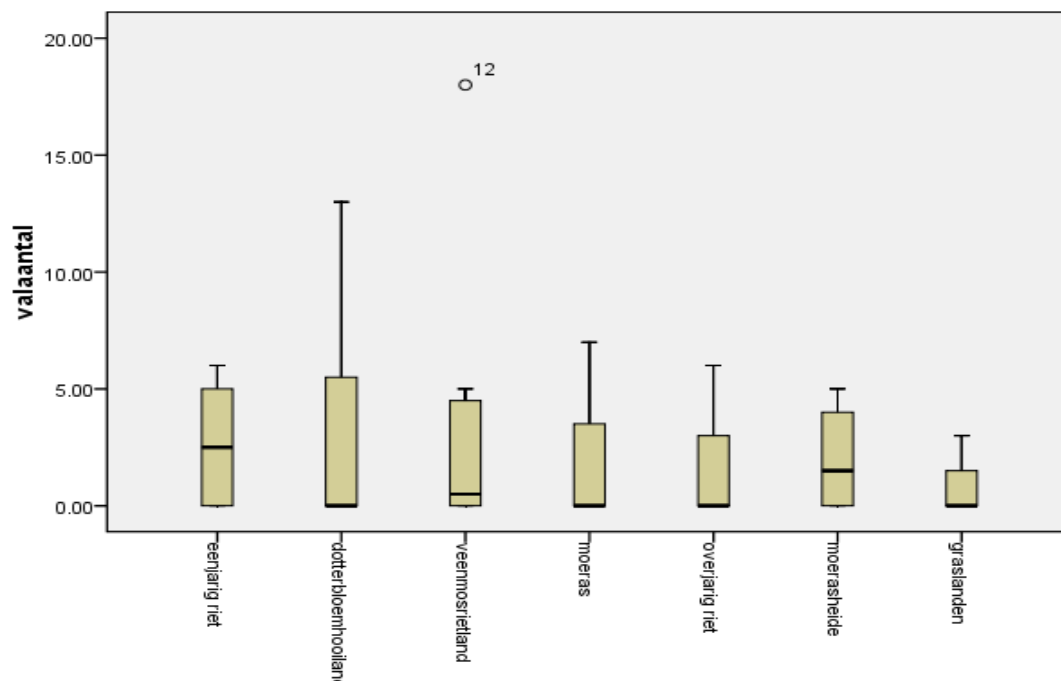
S = overleving

R= reporting parameter

F= fidelity parameter

* logistische regressie benadering van c hat (herberekening)

Tabel 3. Berekeningen met de Mark programma. Het model Recapture is een grove toets voor de te toetsen parameter. Model selectie voor populatie en overlevingskenmerken is alleen uitgevoerd voor die modellen die de te toetsen parameter in het model heeft staan (bijvoorbeeld; P(g)C(.) g=parameter).



Natuurtype

Figuur 8 . Gemiddelde aantallen dieren per natuurtype van alle locaties; SPSS bewerking (de ruwe data is gebruikt (valaantal= aantal dieren aangetroffen in de val)).

Dependent Variable: valaantal

natuurtype	Mean	Std. Error	95% Confidence Interval	
			Lower Bound	Upper Bound
eenjarig riet	3.727	1.537	.613	6.842
dotterbloemhooiland	4.667	1.699	1.223	8.110
veenmosrietland	3.500	1.803	-.152	7.152
moeras	1.750	2.549	-3.415	6.915
overjarig riet	1.800	2.280	-2.820	6.420
moerasheide	2.000	2.549	-3.165	7.165
graslanden	1.000	2.944	-4.964	6.964

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent

Variable: valaantal

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Model	494.268 ^a	7	70.610	2.717	.022
natuurtype	494.268	7	70.610	2.717	.022
Error	961.732	37	25.993		
Total	1456.000	44			

a. R Squared = .339 (Adjusted R

Squared = .215)

Tabel 4. Gemiddelde aantallen muizen berekend met de ruwe vangst data en de statistische test met SPSS.

2.2 klimaat effect

Beschutting kan populatieverspreiding beïnvloeden door verandering in vegetatie of thermoregulatie (Mappes, Halonen, Suhonen & Ylonen, 1993, Bakker, 1995).

Beschutting kan globaal gemeten worden door boomhoogte te schatten en de beschutting erachter te berekenen (20 keer de boomhoogte).

In de modellen is beschutting relevant ($\Delta aic = 11$), dit effect lijkt voornamelijk gerelateerd aan de hervangst van de dieren (dit blijkt uit het Closed Capture model). Het effect wordt minder sterk als alleen op beschutting wordt getest onafhankelijk van windrichting ($\Delta aic = 5$).

modellen met windrichting als parameter (wind uit zuidwesten/noordoosten; beschut tegen wind uit zuidwesten/noordoosten) (betreft oppervlak achter bomen)							
	model	aic	Δaic	weight	deviance	c-hat	parameters
recapture	P(t)C(g)	765,244	4,1	0,773	81,62	1,48	8
closed pop estimation (CJS)	P(t)C(g)N(g)	-315,04	11,79	0,9936	104,25	1,66	9
jolly seber (JS)	P(g)C(t)L(g)N(g)	906,59	4,49	0,844	0	0	17
burnham	S(g)P(g)R(.)F(t)	777,46	2,01	0,422	84,83	1,66	12

Populatie en overlevingswaarden voor beschutting vanuit windrichting Zuidwest/noordoost.

	N (CJS)	N (JS)	L	P (Jolly)	S (Burnham)	Lifespan = 1/-ln (S)
1 beschutting ZW wind	108	77,30 (9,04)	1,05 (0,04)	0,86 (0,04)	1	
2 geen beschutting tegen ZW wind	31	11,95 (2,94)	1,22 (0,09)	0,67 (0,11)	1	
3 beschutting NO wind	40	20,33 (3,39)	1,20 (0,06)	0,98 (0,05)	1	
4 geen beschutting tegen NO wind	99	70,16 (8,83)	1,04 (0,05)	0,79 (0,05)	1	

modellen met beschutting als parameter (geen beschutting tegen wind; van een enkele kant; van twee kanten)

(betreft oppervlak achter bomen)							
	model	aic	Δaic	weight	deviance	c-hat	parameters
recapture	P(.)C(g)	381,14	1,16	0,496	64,8	0,82 (-)*	4
closed pop estimation (CJS)	P(t)C(g)N(g)	-39,6	5,98	0,93	69,52	1,99	18
jolly seber (JS)	P(.)C(r*g)L(.)N(g)	474,25	2,15	0,658	0	0	20
burnham	S(g)P(g)R(.)F(.)	389,17	1,7	0,3	66,48	0,8 (-)*	7

Populatie en overlevingswaarden voor de aanwezigheid van beschutting

	N (CJS)	N (JS)	L	P (Recapture)	S (Burnham)	Lifespan = 1/-ln (S)
1 onbeschut	37	17,12 (3,16)	1,19 (0,07)		0,99 (16)	0
2 een kant beschut	74	44,29 (6,50)	1,07 (0,07)	0,91 (0,05)	0,81 (13)	4,75
3 twee kanten beschut	28	18,96 (5,89)	1,59 (-)		0,66 (10)	50% 2,41

Met het model recapture is getest of de parameter (g) de data beter kan verklaren dan tijd (t) of (.).

Δaic (relatief met volgende beste model)

P = blijkbare overleving

C = hervangst

Populatie aantallen zijn uitgerekend met closed capture (CJS model) en het Jolly Seber model.

N = berekende populatie

L = lambda (de verandering in de populatie gedurende de vangst, L is groter of kleiner dan 1)

Overleving is uitgerekend met het Burnham model (CJS model)

S = overleving

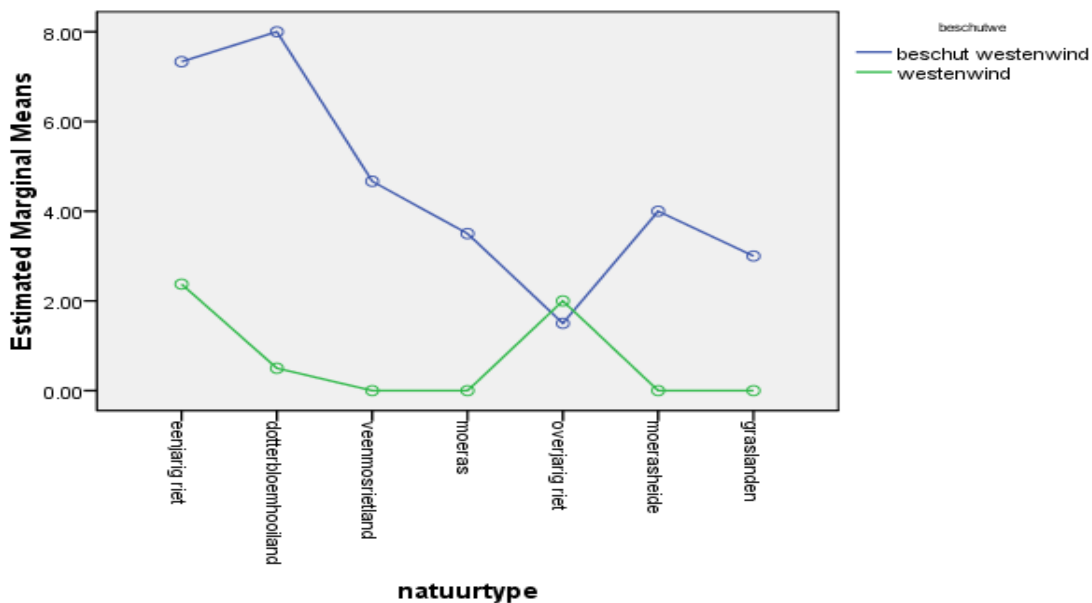
R = reporting parameter

F = fidelity parameter

* logistische regressie benadering van c-hat (herberekening)

Tabel 5. Berekeningen met de Mark programma. Berekeningen met de Mark programma. Het model Recapture is een grove toets voor de te toetsen parameter. Model selectie voor populatie en overlevingskenmerken is alleen uitgevoerd voor die modellen die de te toetsen parameter in het model heeft staan (bijvoorbeeld; P(g)C(.) g=parameter).

De overleving is beter te berekenen als er alleen op beschutting wordt getoetst. Er is waarschijnlijk te weinig data om de verschillen tussen de groepen te kunnen onderscheiden (de standaardfout is te groot). Beschutting aan beide kanten komt neer op een leefgebied tussen de bomen. Volgens de literatuur komt het dier hier niet voor. Uit de berekening lijkt er voor de levensduur (lifespan) een verslechtering van 50 % te zijn ten opzichte van leven in een gebied met beschutting van een enkele kant. Deze laatste factor lijkt de verdeling van de populatie te sturen volgens de modellen Closed Capture (CJS) en Jolly Seber (JS) (populatie aantallen (N) = 44 tot 74 dieren tabel 6).



Figuur 9. Gemiddelde aantallen dieren per habitat type. De aantallen verschillen consequent met de aan- of afwezigheid van beschutting. Alleen voor overjarig riet lijkt (gebrek aan) beschutting geen effect te hebben op de vangsten (twee vangsten).

ANOVA ^b						
Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	185.592	1	185.592	9.306	.004 ^a
	Residual	837.590	42	19.943		
	Total	1023.182	43			

a. Predictors: (Constant), beschutwe

b. Dependent Variable: valaantal

Tabel 6. Statistische test met de ruwe vangstdata. SPSS; de parameter “beschutting west” is significant

2.3 Leeftijdseffecten



Figuur 10. Noordse woelmuis Juveniel (lengte van neus tot aanzet staart 5,5 cm)

Leeftijd heeft een effect op de blijkbare overleving (P) in het Recapture model. De overleving (S) zelf is moeilijk te berekenen doordat er te weinig data beschikbaar zijn. Hierdoor zijn er grote standaardfouten. Door de korte verzamelperiode, een periode van drie dagen, overheerst waarschijnlijk de nabijheid van de nestplaatsen. De juvenielen hebben een beperkte actieradius (150 meter) en blijven daardoor terugkomen in de val. De (bijna)volwassen dieren zullen daardoor mogelijk een kleinere kans hebben om hervangen te worden of vertrekken naar de buitenranden van het gebied. Hierdoor wordt de waarde van S kleiner. De populatie berekeningen tussen de verschillende modellen liggen dicht bij elkaar maar zijn waarschijnlijk een onderschatting (ingevoerde vanggeschiedenissen voor parameter leeftijd $N = 90$). Er zou volgens de literatuur een grotere hervanst waarde moeten zijn voor tussen juvenielen in vergelijking met adults (Nichols, 1984 in Handbook of capture-recapture analysis, Armstrong et al, 2005). Uit het model van de closed capture zijn de C waarden juveniel 0,34 (0,05) en adult 0,23 (0,03) gevonden die hiermee overeenstemmen.

Modellen met leeftijd als parameter (juveniel=lichaams lengte kleiner of gelijk 8 cm : Adult= groter dan 8 cm)

leeftijd	model	aic	Δ aic	weight	deviance	c-hat	parameters
recapture	P(g)C(.)	276,93	0,1	0,27	48,36	0,8 (-)*	3
closed pop estimation (CJS)	P(t)C(g)N(g)	23,07	1,5	0,649	64,46	0,94 (-)*	7
jolly seber (JS)	P(g)C(t)L(.)N(g)	328,138	1,4	0,534	0	0	10
burnham	S(g)P(.)R(.)F(.)	279	2,13	0,271	48,36	0,82 (-)*	4

Populatie en overlevingswaarden voor leeftijd

	N (CJS)	N (JS)	L	P (Recapture)	S (Burnham)	Lifespan = 1/-ln (S)
juveniel (jong dier)	35	33,58 (4,70)	0,93 (0,07)	0,85 (0,07)	0,89 (127)	8,58
adult (volwassen dier)	55	65,30 (6,48)		0,72 (0,06)	0,76 (108)	40%

Met het model recapture is getest of de parameter (g) de data beter kan verklaren dan tijd (t) of (.).

Δ aic (relatief met volgende beste model)

P= blijkbare overleving

C= hervangst

Populatie aantallen zijn uitgerekend met closed capture (CJS model) en het Jolly Seber model.

N = berekende populatie

L= lambda (de verandering in de populatie gedurende de vangst, L is groter of kleiner dan 1)

Overleving is uitgerekend met het Burnham model (CJS model)

S = overleving

R= reporting parameter

F=fidelity parameter

* logistische regressie benadering van c hat (herberekening)

Tabel 7. Berekeningen met de Mark programma. Het model Recapture is een grove toets voor de te toetsen parameter. Model selectie voor populatie en overlevingskenmerken is alleen uitgevoerd voor die modellen die de te toetsen parameter in het model heeft staan (bijvoorbeeld; P(g)C(.) g=parameter).



Figuur 11. Dotterbloemhooiland locatie 11d (tussen graslanden). Er werden hier zeer jonge dieren gevangen, waarschijnlijk stonden de vallen dicht bij de kern van diverse territoria.

De statistische verbanden tussen natuurtypen en de relatie tussen gewicht en lengte met leeftijd kon door de kleine data verzamelingen niet in combinatie worden uitgerekend door de modellen in Mark. De programma's raken dan overgeparameteriseerd en geven geen resultaat.

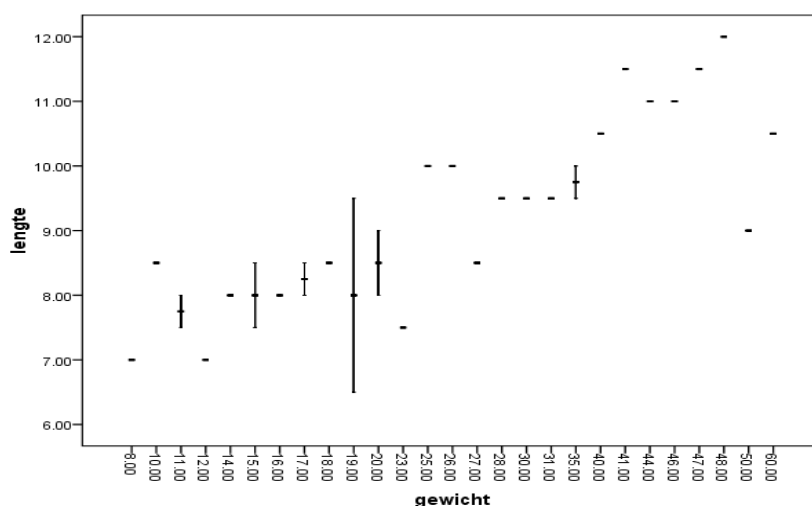
De resultaten van de SPSS bewerkingen tonen een significant effect voor de habitat typen dotterbloemhooiland en eenjarig rietland. In deze typen werden veel juvenielen aangetroffen in vergelijking met andere habitat typen (tabel 8.).

Dependent Variable: juveniel

Parameter	B	Std. Error	t	Sig.	95% Confidence Interval		Partial Eta Squared
					Lower Bound	Upper Bound	
[natuurtype=1.00]	1.571	.624	2.520	.026	.224	2.919	.328
[natuurtype=2.00]	4.667	.952	4.900	.000	2.609	6.724	.649
[natuurtype=3.00]	1.500	.825	1.818	.092	-.282	3.282	.203
[natuurtype=4.00]	1.000	1.650	.606	.555	-2.564	4.564	.027
[natuurtype=5.00]	.000	1.167	.000	1.000	-2.520	2.520	.000
[natuurtype=6.00]	2.000	1.167	1.714	.110	-.520	4.520	.184
[natuurtype=7.00]	1.000	1.650	.606	.555	-2.564	4.564	.027

Tabel 8. Met de SPSS software is aantallen juvenielen en natuurtype significant voor dotterbloemhooiland en eenjarig rietland: 1. Eenjarig rietland, 2. Dotterbloemhooiland, 3. Veenmosrietland, 4. Moeras, 5. Overjarig rietland, 6. Moerasheide en 7. Grasland.

De relatie tussen gewicht en lengte met leeftijd is ondanks de fouten toch zichtbaar en significant. De lengtematen zijn een onderschatting door de toegepaste meetmethode (zie Methoden). De gewichten zijn naar onder en boven onzuiver en voor een kleinere groep verzameld (figuur 12. en tabel 9.).



Figuur 12. Verdeling lengte en gewicht van een gedeelte van de gevangen populatie. De strepen in de grafiek geven een verzameling van ongeveer gelijke metingen weer.

		lengte	gewicht
lengte	Pearson Correlation	1.000	.820**
	Sig. (2-tailed)		.000
	N	59.000	34
gewicht	Pearson Correlation	.820**	1.000
	Sig. (2-tailed)	.000	
	N	34	34.000

**. Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed).

Descriptive Statistics			
	Mean	Std. Deviation	N
lengte	8.5932	1.65695	59
gewicht	27.0294	13.83558	34

Tabel 9. De gewichten en lengten waren ondanks de meetfouten gecorreleerd. De gewichten zijn een periode niet gemeten vanwege problemen met de weegschaal.

2.4 Tijd en plaats effecten



Figuur 13. Moerasheide locatie 11a

modellen met het tijdsverloop als parameter (locatie 9 is niet meegenomen; Per tijdstuk zijn er 10 vangstlocaties)

	model	aic	Δ aic	weight	deviance	c-hat	parameters
recapture	P(.)C(g)	377,49	1,78	0,531	76,66	0,85 (-)*	5
closed pop estimation (CJS)	P(t)C(g)N(g)	37,53	5,95	0,932	109,04	2,27	9
jolly seber (JS)	P(.)C(g)L(.)N(g)	506,59	4,9	0,918	0	0	10
burnham	S(g)P(.)R(g)F(.)	389,88	1,24	0,231	82,66	0,91 (-)*	8

Populatie en overlevingswaarden voor tijdsverloop

	N (CJS)	N (JS)	L	P (Recapture)	S (Burnham)	Lifespan = 1/-ln (S)
1. locaties 2,3 en 4	26	37,05 (9,11)			0,82 (0,12)	5,04
2. locaties 5 en 6	50	47,88 (6,85)	1,01 (0,03)	0,85 (0,04)	1	0
3. locaties 7 en 8	12	18,36 (8,08)			0,57 (0,2)	1,78
4. locatie 10 en 11	49	39,24 (4,79)			1	35% 0

Met het model recapture is getest of de parameter (g) de data beter kan verklaren dan tijd (t) of (.).

Δ aic (relatief met volgende beste model)

P= blijkbare overleving

C= hervangst

Populatie aantallen zijn uitgerekend met closed capture (CJS model) en het Jolly Seber model.

N = berekende populatie

L= lambda (de verandering in de populatie gedurende de vangst, L is groter of kleiner dan 1)

Overleving is uitgerekend met het Burnham model (CJS mode

S = overleving

R= reporting parameter

F=fidelity parameter

* logistische regressie benadering van c hat (herberekening)

Tabel 10. Berekeningen met de Mark programma. Het model Recapture is een grove toets voor de te toetsen parameter. Model selectie voor populatie en overlevingskenmerken is alleen uitgevoerd voor die modellen die de te toetsen parameter in het model heeft staan (bijvoorbeeld; P(g)C(.) g=parameter).

De vangsten zijn per tijdsperiode van twee weken geselecteerd. Alleen de eerste tijdsperiode beslaat drie weken omdat in die periode anders te weinig vangsten zouden zijn uitgevoerd om gegevens te kunnen vergelijken. Gemiddeld stonden per twee weken dan 1000 vallen uit. Locatie 9 is uit de data gehouden omdat de keus van de habitatten waarschijnlijk zeer ongelukkig was. Uit externe gegevens blijkt de de noordse woelmuis wel aanwezig in voldoende groot habitat. De locatie is daarmee geen oorzaak voor het ontbreken van vangsten. In de onderstaande tabel wordt een overzicht gegeven van de aantallen vallen en de locaties en de vangsten (ruwe data).

vangst aantal geplaatste vallen * locatie (kruistabel)

	locatie										
	locatie 2	locatie 3	locatie 4	locatie 5	locatie 6	locatie 7	locatie 8	locatie 9	locatie 10	locatie 11	Total
vangst ,00(Geen vangst)	199	373	393	534	390	388	497	500	458	446	4178
1,00(Vangst)	1	27	7	66	10	12	3	0	42	54	222
Total	200	400	400	600	400	400	500	500	500	500	4400

Tabel 11. Verdeling van de vangsten door de tijd

Er is een plaatseffect gevonden. In het westelijk deel (locaties 7 en 8) is slecht gevangen. In de Mark berekeningen (closed capture) is het effect relevant $\Delta \text{aic} = 5$ (tabel 10). Het effect lijkt verklaard te kunnen worden door verschillen in hervangst (c). De overleving is niet te bepalen voor tijdsperiode 2 (Locatie 5 en 6) en tijdsperiode 4 (locatie 10 en 11). De levensduur (lifespan) tussen 1 (locatie 2, 3 en 4) en 3 (locatie 7 en 8) verschilt 35 %. In 2007 is door Koelman ook in dit gedeelte een vangst uitgevoerd. Ook toen werd er geen noordse woelmuis aangetroffen (Koelman, 2007). Deze vangsten staan ter vergelijking in bijlage 3. De VVZ heeft in het westelijk deel ook gevangen in het kader van het 'verspreidingsonderzoek noordse woelmuis 2008' (zie bijlage 3). De vangsten (N) waren heel goed (N= 6, 10, 12, 13). Het natuurstype was eenjarig riet, het gebied grenst aan open water. In veenmosgebied tussen overjarig riet werd een enkel jong dier gevangen op de rand van het gebied grenzend aan overjarig riet. In het westelijk deel werden vaker vallen aangetroffen met enkel keutels (grasland grenzend aan overjarig riet). In de overgangszone van een bosje met overjarig riet werd wel een aantal dieren gevangen. De gevonden dieren waren subadults die eerder geneigd zijn om rond te trekken en randen van gebieden te gebruiken (Hovland et al, 1999). Het fenomeen dat de dieren wel gezien worden of keutels achterlaten op de vallen maar er niet in gaan werd ook gevonden in het onderzoek van 2007 (Koelman, ongepubliceerd). De vangbaarheid is mogelijk locatie afhankelijk omdat het effect vooral op locatie 7 en 8 voorkomt. Het is ook mogelijk dat er twee geboorte pieken zijn en dat tijdsperiode 6,7,8,9 daar precies tussen valt. Met de huidige data is dat niet te testen. Met Recapture werd het volgende model geselecteerd $P(.) C(t) AICc = 338,097$ met een $\Delta \text{aic} = 1,96$ en een gewicht van 0,42280. Het tweede model $P(.)C(.)$ met een gewicht van 0,3761. Er lijkt een tijd effect te kunnen zijn voor de hervangst maar er is weinig ondersteuning voor de parameter.

De noordse woelmuis is vooral in de ochtend en avondschemering actief om roofdieren te ontlopen. De vangsten kunnen veel tijd in beslag nemen. Daardoor worden de overlevingskansen of hervangkans mogelijk beïnvloed doordat de dieren pas om 11.00 tot 12.00 uur worden vrijgelaten. In de onderstaande tabel is deze tijdsafhankelijkheid zichtbaar in de lettercode. De vaarroute wordt gevaren van a naar f. Op de latere tijdstippen e en f is minder vaak gevangen (f=1* van de 10; e=5* van de 10). Er lijkt geen effect op de vangsten te zijn volgens de SPSS software.

vangst per aantal geplaatste vallen * plek (kruistabel)								
Count								
		plek						
		a	b	c	d	e	f	Totaal
vangst	.00(Geen vangst)	969	952	850	885	422	100	4178
	1.00(Vangst)	31	48	50	15	78	0	222
	Totaal	1000	1000	900	900	500	100	4400

Tabel 12. Letters geven de volgorde van het leeghalen van de vallen weer. De tijden verschillen sterk en zijn afhankelijk van de voorgaande vangsten en de bewerkingen die moeten gebeuren (bijvoorbeeld; nieuwe dieren merken).

valaantal

plaats	Mean	N	Std. Deviation
kant	2.8387	31	4.25908
midden	3.8462	13	6.25628
Total	3.1364	44	4.87800

Tabel 13. Plaats van vallen in het veld.

Vangkansen kunnen afhangen van de plaats van de val. In kort gemaaid gebied worden de vallen toegedekt met gras als bescherming tegen de hitte maar ook om beschutting te creëren. Omdat dieren zich vaak aan de rand van het water bevinden en dit ook als uitweg kiezen in geval van gevaar zijn de vallen voornamelijk langs water gezet. Een (klein) aantal vallen is midden door een droog gebied gezet. Er is geen significant verschil gevonden in vangstresultaten (verwacht was: geen vangst met vallen midden in het gebied).

ANOVA^e

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	249,148	4	62,287	3,138	,025 ^a
	Residual	774,034	39	19,847		
	Total	1023,182	43			
2	Regression	248,835	3	82,945	4,285	,010 ^b
	Residual	774,346	40	19,359		
	Total	1023,182	43			
3	Regression	238,355	2	119,178	6,226	,004 ^c
	Residual	784,827	41	19,142		
	Total	1023,182	43			
4	Regression	185,592	1	185,592	9,306	,004 ^d
	Residual	837,590	42	19,943		
	Total	1023,182	43			

a. Predictors: (Constant), beschutwe, natuurstype, locatie, plaats

b. Predictors: (Constant), beschutwe, natuurstype, locatie

c. Predictors: (Constant), beschutwe, natuurstype

d. Predictors: (Constant), beschutwe

e. Dependent Variable: valaantal

Tabel 14. Variantie analyse voor het onderzoek naar het relatieve effect van verschillende parameters. De parameter met de hoogste F waarde heeft de meeste invloed. In dit geval is dat de parameter Beschutting west.

Excluded Variables ^d					
Model	Beta In	t	Sig.	Partial Correlation	Collinearity Statistics
					Tolerance
2 plaats	-,018 ^a	-,125	,901	-,020	,895
3 plaats	-,005 ^b	-,037	,970	-,006	,908
locatie	,102 ^b	,736	,466	,116	,992
4 plaats	,062 ^c	,438	,664	,068	,994
locatie	,100 ^c	,709	,482	,110	,992
natuurtype	-,227 ^c	-1,660	,104	-,251	,998

a. Predictors in the Model: (Constant), beschutwe, natuurtype, locatie

b. Predictors in the Model: (Constant), beschutwe, natuurtype

c. Predictors in the Model: (Constant), beschutwe

d. Dependent Variable: valaantal

Tabel 15. Analyse van relatieve invloed van de parameters plaats, locatie en natuurtype. Natuurtype is een relevante parameter net als in de Mark modellering. Hij is niet significant ($\alpha = 0,05$).

2.5 Samenvatting

Habitat typen hebben een invloed op de verdeling van de dieren over de Nieuwkoopse plassen. De habitat typen “dotterbloemhooiland” en “eenjarig rietland” hebben de meeste juvenielen ($\alpha < 0,05$). Habitat type lijkt daarmee ook een effect te hebben op de voortplanting.

Beschutting lijkt een grotere invloed te hebben op de populatie verdeling over het gebied volgens de model berekeningen met het Mark programma (tabel 10) en is ook volgens de SPSS berekeningen significant (tabel 14).

Effecten op de vangst door tijdseffecten (tabel 11 en 12) of plaatseffecten (tabel 13) is mogelijk maar niet aangetoond (tabel 15).

3. Effecten op populatieniveau

3.1 Verspreiding naar omliggend gebied.

Zogende dieren en juvenielen gaan niet ver van het nest (150 meter) en concurreren dan waarschijnlijk om een enkele val. In kleine populaties is die beperking in ruimte niet aanwezig. In locatie 6c was een kleine groep aanwezig. De vangst groeide aan in de loop van de tijd. De noordoostelijke val was de eerste die gebruikt werd (waterkant). Daarna werd steeds meer zuidelijk en in het midden van het land dieren hervangen (tot 750 meter). De verspreiding van de woelmuis zelf kan over afstanden van 1-5 km plaatsvinden (Yoccoz & Ims, 2004). Geprobeerd is de verspreiding naar aanliggende gebieden vast te stellen. Daarvoor is op sommige locaties vallen tussen of op naastgelegen habitat typen geplaatst. Op de figuur is de locatie veenmosriet 11b een corridor tussen moerasheide (11a) en een moeras gebied. Er werd eenmalig een rosse woelmuis aangetroffen. De dieren waren een dag aanwezig in moerasheide en zijn waarschijnlijk daaruit verdwenen naar het aanliggende moeras. De noordse woelmuis werd enkel aangetroffen in de moerasheide. Door een externe vangst (Bekker D., VVZ, 2008) werd een enkel exemplaar gevangen in het aanliggende moeras (eind september).



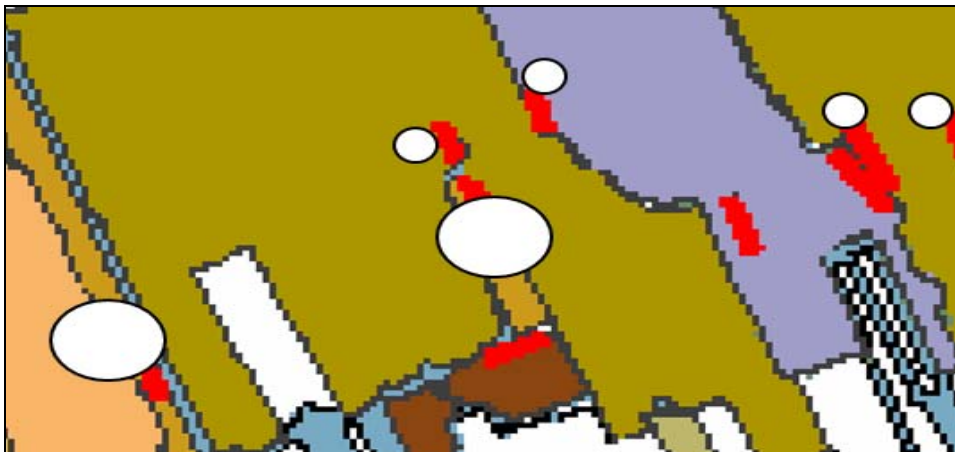
Figuur 14. Gemaaid veenmosrietland 11b strook (links) tussen moerasheide 11a (rechts) en recent ontwikkeld moeras (niet op de foto).

Een voorwaarde voor geschikt habitat is dat dieren kunnen emigreren vanuit een gebied met een hoge kwaliteit naar een gebied met een lage kwaliteit (Klok, 2000, Van Horne, 1983). Als meer dan 10 dieren worden aangetroffen in een vallengebied van 1000 m² is er mogelijk een cluster aanwezig. In clusters kan emigratie vanuit het gebied tegengewerkt worden door ontbreken van emigratie mogelijkheden en/of agressie in de cluster. Emigratie kan worden tegengewerkt door een hoger risico op predatie in aangrenzend gebied (Mappes, 1993). De social fence theorie of negatieve dichtheidsafhankelijke verplaatsing verklaart het onmogelijk worden van de verspreiding van dieren naar omliggend gebied. Dit effect wordt in meerdere soorten dieren gevonden en wordt veroorzaakt doordat dieren agressie naar elkaar vertonen bij het doorkruisen van territoria naar de randen van

het gebied. Dit effect kan in de populatie onder andere aangetoond worden door de aanwezigheid van meerdere dieren met wonden (Ims & Andreassen, 2005). Uit figuur 15 en 16 blijkt verspreiding plaats te vinden naar omliggend gebied. Door de ter plekke lagere dichtheden is dit waarschijnlijk een verspreiding naar een gebied met lagere kwaliteit. In gras lijkt de verspreiding egaal om het gebied met de grootste populatiedichtheid (locatie 11d, dotterbloemhooiland) plaats te vinden. Een enkel dier is gevonden met een wond op het achterdeel. Een noordse woelmuis is gezien toen hij overzwom van eenjarig riet naar eenjarig riet aan de overkant van het water (bovenkant figuur 15.).



Figuur 15. ○ Populatie aantal 10 of groter; ○ Populatie aantal kleiner dan 10
Geel= eenjarig riet; donkerbruin = overjarig riet; lichtgroen = moeras; oranje= bomen;
gras=wit (alleen de onderkant van de figuur). De rode strepen zijn de vanglocaties. Er is
externe informatie van andere gelijktijdige vangsten toegevoegd (Overmans W., augustus
2008).



Figuur 16. ○ Populatie aantal 9 of groter; ○ Populatie aantal kleiner dan 9
Lichtbruin=dotterbloem; donkerbruin is overjarig riet (50 % bos); donkergroen = veenmos;
oranje= bomen; paars=moerasheide. De rode strepen zijn de vanglocaties.

In figuur 16. is in beide aanliggend veenmosrietland en dotterbloemhooiland gebieden de populatiedichtheid hoog (locatie 5b en 5c). Er lijkt verspreiding naar de veenmosrietlanden van blijkbaar lagere kwaliteit plaats te vinden. Verspreiding naar moerasheide lijkt minder plaats te vinden. Het overjarige riet aan de onderkant vormt mogelijk een barrière door de aanwezigheid van bomen.

Een aantal dieren in de leeftijdsklasse van subadult en adult zijn gevonden met wonden in 5b (2 dieren met staartwonden) en 5c (2 dieren met wonden of kale onregelmatige plekken met korst op achterdeel). De verdeling van volwassen mannen kan veranderen in dit soort gebieden. Een adult man kan een cluster in een territorium insluiten en daarna andere mannen weren (Gliwicz, 1997). Een mogelijke aanwijzing voor dit gedrag is aangetroffen in deze aanliggende locaties (5b en 5c, beide weergegeven door een enkele cirkel midden in de kaart). Een gewonde adult man werd aangetroffen met een bijtewond op de rug. Een andere evenredige grote en zware adult is gevangen in deze groep. Er werd een verplaatsing gevonden van dit mannelijke gewonde dier van veenmosrietland (5b) naar dotterbloemhooiland (5c). Het dier werd daar dood in de val aangetroffen. Een grote populatie is ook gevonden in dotterbloemhooiland links op de kaart (locatie 7e). Er is niet voldoende informatie verzameld om de mate van verspreiding vanuit gebieden te kunnen uitrekenen.

3.2 Verstoringen

De aanwezigheid van recreanten dicht bij de vangplekken is zo veel mogelijk vermeden. Daardoor is er in het begin bij mooi weer niet in de buurt van aanlegplaatsen gevangen. Later is dit losgelaten in verband met de vakantiemaand. In een gebied is er een verstoring geweest door recreanten die langs een gedeelte van de vallen zijn gelopen. In dit gebied is niets gevangen, de andere vallen rij was echter niet verstoord en er zijn geen aanwijzingen gevonden dat er woelmuis activiteit is geweest. Op een andere locatie is er aan de vegetatie gezien dat er een boot is aangemeerd (boven op een val), dit heeft schijnbaar geen gevolgen gehad op de vangst. Op een andere locatie is er in verband met een onderzoek naar emissies, meetapparatuur ingegraven binnen het valgebied. Dit heeft geen gevolgen gehad voor het vangsucces. Het effect van een verstoring lijkt afhankelijk van de duur, intensiteit en frequentie van de storing ten opzichte van de levensduur van het dier. Daarnaast is de impact op het habitat en het aangetaste oppervlak ervan van belang. Korte verstoringen overdag hebben daarom mogelijk weinig effect op het gedrag van de woelmuis.

3.3 Predatoren

Predatie heeft een effect op 10 km afstand. Er is geen kwantitatief onderzoek gedaan naar de predatie op de locaties. Wel zijn waarnemingen gedaan van wezel (*Mustela nivalis*) en vos (*Vulpes Vulpes*). De wezel komt in locaties met lage woelmuis populatie dichtheid voor. Opvallend was dat de kans op een waarneming van een vos groot was bij grote populatie groepen van rosse en/of noordse woelmuizen. In een locatie werd geen woelmuis gevangen maar was wel een wissel en recente uitwerpselen van een vos zichtbaar. De meest voorkomende roofvogels gedurende het hele jaar zijn buizerd (*Buteo buteo*) en torenvalk (*Falco tinnunculus*). In de broedtijd komt daar als predator op o.a. knaagdieren de bruine kiekendief (*Circus aeruginosus*) bij.

's Winters een enkele blauwe kiekendief (*Circus cyaneus*). Voorkomende uilen zijn de bosuil (*Strix aluco*) en kerkuil (*Tyto alba*) die beide in het gebied broeden.

Het risico op predatie door roofvogels lijkt voor een deel afhankelijk van de dichtheid van het riet (persoonlijke communicatie J. de Raad). Boven rietvegetatie werden door mij weinig roofvogels aangetroffen. Boven grasland werd intensief gejaagd als er woelmuizen aanwezig waren. Als geen of weinig roofvogels gezien werden was de kans op vangsten van woelmuizen klein. Op een eilandje naast rietland werden wel keutels aangetroffen, maar geen woelmuis gevangen. Op de tweede dag werd een karkas van een groot prooidier aangetroffen naast een val. De resten waren niet meer te herleiden tot een soort. Omdat de randen van het gebied geen verstoring hadden en in het midden een open plek was is het waarschijnlijk door een grote roofvogel gedeponneerd. Mogelijk heeft dit gedeeltelijk het vangstsucces beïnvloedt.

3.4 Parasieten

Bij grote populaties kan de parasieten druk hoger zijn. In locatie 5d werd bij een dood dier nematoden op de onderbuik gevonden. De aanwezigheid van nematoden is bij volwassen mannelijke dieren in wilde muis populaties al eerder aangetoond. Vaak wordt een co-infectie met teken (*Ixodes*) aangetroffen. (Perkins et al, 2003, Ferrari et al. 2003 in Poulin, 2007). In deze locatie was dat niet het geval. Teken waren wel zichtbaar in een locatie waar de noordse woelmuis samen met rosse woelmuizen voorkwam (3c). In een locatie aan de westelijke kant (8e) werden drie subadults gevangen waarvan twee dieren teken droegen. Een dier had twee teken. Het voorkomen van parasieten is waarschijnlijk meer gerelateerd aan aantallen gastdieren (zoogdieren) dan habitat. Aggregatie van parasieten is waarschijnlijk gerelateerd aan de prevalentie van parasieten (Poulin, 2007). Mogelijk is een grotere populatie kleine zoogdieren in deze omgeving aanwezig (westelijk deel van het gebied).



Figuur 17. Twee van de drie gevangen (sub) adulten uit locatie 8e met teken.

3.5 Sterfte

Sterfte trad op bij sterke temperatuuruiters. Temperaturen van 29 graden zorgde eind juli voor drie dode dieren (dotterbloemhooiland 5c). Twee dieren waren adult mannelijke dieren (oa. dier met verwonding). Een van deze dieren was samen met een jong dier in de val gekomen. Deze juveniel was nog in goede conditie. Een andere juveniel werd wel dood aangetroffen. Op 18 en 19 september was er vorst aan de grond (Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut). In grasland en dotterbloemhooiland werden in deze periode drie dode dieren gevonden. Hier was ook een wezel actief tijdens de vangperiode. Twee dieren stierven daarnaast zonder bekende oorzaak (locatie 4c 24-7 en 10e 12-9). Mogelijk speelt stress ook een rol bij sterfte. Er waren niet voldoende gegevens om deze effecten uit te rekenen.

Door de aanpassing van het voerprotocol is er een grotere sterfte van de bosspitsmuis te verwachten. Het dier leeft van insecten en zal geen fruit of granen eten. In 2007 is een onderzoek naar de noordse woelmuis uitgevoerd in een ander veengebied "de Vlaardingse Vlietlanden". Voor de bosspitsmuis werden meelwormen toegevoegd aan het standaard voer voor de woelmuis. Er trad desondanks sterfte op onder de bosspitsmuis, 31 % van de gevangen bosspitsmuizen werd dood aangetroffen.

De sterfte onder de bosspitsmuis tijdens dit onderzoek was hoger dan het vorige jaar. Het vangsucces nam echter af zodat minder dieren in de val werden aangetroffen. Omdat de gebieden nogal verschillen zou meer onderzoek moeten worden gedaan voordat hier verdere conclusies aan kunnen worden verbonden.

Bospitsmuis sterfte	percentage sterfte	vangst succes per val
Vlaardingse Vlietlanden 2007 Voedsel: meelwormen 180 vallen	31%	80%
Nieuwkoopse Plassen 2008 Geen voedsel 1020 vallen	40%	20%

Tabel 16. Effect van de aanpassing van voerprotocol op de sterfte van de gevangen bosspitsmuis.

Discussie

Habitat keuze

Boven de 50° breedtegraad (de Noord Europese populatie) komt *Microtus oeconomus* in grote populatieaantallen voor in (natte) graslanden en in lagere aantallen in riet en zegge habitat (biomassa gemiddeld 158.0 g./ha (Douglass', 1984)). In Centraal-Europa komt de ondersoort *Microtus oeconomus mehelyi* in wetlands (overstromingsvlakten, rietvelden) natte weiden, riet en zegge habitat typen voor (Natur- und Landschaftsschutzgebiet Neusiedler See, Oostenrijk). Het dier kwam daar ook voor in door bomen gedomineerd landschap (wilg (*Salix cinerea*), els (*Alnus glutinosa*)), Hoi-Leitner, 1989). Er wordt in andere onderzoeken een negatief effect van bomen gevonden (Van Kleunen, Sierdsema & Foppen, 2007). In dit onderzoek is in bebost overjarig riet het dier niet aangetroffen (50% bomen). Het aan twee kanten door bomen ingesloten habitat had in dit onderzoek ook de kleinste populatie berekening (tabel 5). Mogelijk is dit ook een effect van de kleine habitat oppervlakte (Tabel 1. Veenmos (west) 0,3 en 0,5 ha)

Op het vasteland in Nederland komt de soort *Microtus oeconomus arenicola* alleen nog voor in natte en voedselarme milieus. Dit patroon is mogelijk ontstaan door invloeden van buitenaf zoals concurrerende woelmuissoorten en verlies van habitat. Uit een onderzoek naar het voorkomen van de soort in Texel werd de noordse woelmuis in een groot aantal milieus aangetroffen (Beschermingsplan Noordse Woelmuis, 2004). In dit onderzoek is een voorkeur voor de habitat typen dotterbloemhooiland, eenjarig rietland en veenmosrietland gevonden. De vegetatie van deze natuurtypen heeft een open structuur en een gelijksoortige biomassa. De gebieden verschillen in ontstaansgeschiedenis en uitgevoerd beheer. Beheers maatregelen zoals plaggen en bekalken veranderen de structuur en plantengroei. Daardoor kunnen er extreem natte en zure gebieden voorkomen in dezelfde habitat typen. Beheer lijkt een grote invloed te hebben op de populatie dichtheid van de noordse woelmuis in een type habitat maar dat is in dit onderzoek niet aan te tonen. Een sterk verband met de biomassa van een bepaald gebied is niet gevonden. Mogelijk zijn er wel effecten in moerasheide. Het dier werd niet aangetroffen midden in voedselarm moerasheide gebied. Rondom het gebied werden wel kleine populaties aangetroffen in veenmosrietland. In de Haeck is de soort in moerasheide wel aangetroffen. De relatieve voorkeur tussen de andere habitatten (overjarig riet, moeras, gras en moerasheide) is door het kleine aantal gebieden niet duidelijk geworden. Op Texel is het dier uit graslanden verdwenen, waarschijnlijk door concurrentie met de aarmuis (*Microtus agrestis*). In de Nieuwkoopse plassen werd de noordse woelmuis gevonden in de Meije graslanden en zijn daar wijd verspreid in lage aantallen aanwezig (figuur 15.) In 2007 werd de soort ook in graslanden ten zuiden van het gebied aangetroffen. Dit jaar zijn de dieren daar niet meer aangetroffen (persoonlijke communicatie D. Bekker). De soort is ook niet in het noordelijk deel van dit grasland aangetroffen (Tabel 1. Grasland west). Verplaatsing heeft mogelijk plaatsgevonden langs de slootkanten die voornamelijk van noord naar zuid lopen. Concurrerende woelmuis soorten zijn niet gevonden. Het is op dit moment onduidelijk of habitat type ook in de winter wordt gebruikt. In de literatuur wordt ook geopperd dat het winterleefgebied een andere is dan zomerleefgebied. Het zou een droger habitat zijn en tot op 200-1500 meter afstand kunnen liggen

(Den Boer, 2000). De *Microtus oeconomus* soort is bekend om de voorraadkamers die het dier kan aanleggen voor de winter (Watson, 1980). Deze voorraadkamers zijn zichtbaar in de Vlaardingse Vlietlanden. Daar werden deze kamers gevonden parallel aan- en op enige afstand van de waterlijn (september). In het grashabitat 11e is een voorraadkamer aangetroffen op dezelfde soort locatie (september). Het is moeilijk in te zien dat een dier in de winter een ander habitat opzoekt en zijn voorraad achter laat. Mogelijk is er verschil tussen natuurtype of gebied (overstromingsgebied versus veengebied). Meer kennis over het gedrag van de soort in de winter in het Nederlands milieu is nodig.

Klimaat

Buiten het habitat zijn er effecten door het klimaat die populatieverdeling kan beïnvloeden. Het dier komt in de genoemde Neusiedler See en Rietzersee (Duitsland) aan de rand van grote meren wel voor. Van de laatste locatie blijkt uit de vanggegevens een populatie aanwezig in onbeschut riet aan het meer (Goretzki, 1972). Grote wateroppervlakten kunnen een negatief effect te hebben. Golven en ijs kunnen verstoring en verschillen in vegetatie en biomassa veroorzaken (Keddy (Ed), 2000). Er is in dit onderzoek in een aantal locaties aan een onbeschutte kant van een meer gevangen zonder resultaat (Tabel 1. Habitat omschrijving "aan meer").

Het effect van beschutting in de winter door vegetatie of andere invloeden kan variaties in populaties verklaren (Aars & Ims, 2002). De verdeling in het gebied de Nieuwkoopse Plassen lijkt ook beïnvloedt te worden door het klimaat. De verdeling over het gebied wordt waarschijnlijk beïnvloedt door de mate van beschutting tegen zuidwestelijke wind. Het is onduidelijk of de beschutting een factor is die plantengroei bevoordeelt of dat het dier daarmee een leefklimaat selecteert. Mogelijk beïnvloedt beschutting de ontwikkeling van de vegetatie. Dit kan een eerdere voortplanting en een snellere ontwikkeling van in de zomer geboren jongen veroorzaken. In een eerder onderzoek naar habitatvoorkeur in het veengebied de Vlaardingse Vlietlanden zou beschutting verschillen in populatiegrootte tussen habitat typen eenjarig rietland en dotterbloemhooiland ook kunnen verklaren. In dotterbloemhooiland werd daar zonder beschutting de kleinste populatie aangetroffen. In de beschutte situatie (aan bos grenzend) had dotterbloemhooiland de grootste populatie. Andere verschillen tussen de vegetaties zijn echter niet uit te sluiten ('t Hart & Oostwaard, 2007). Westelijk is er in vanglocaties met kleine oppervlakten en beschutting van beide kanten niets gevangen. In eenjarig rietland (onbeschut) is verder westelijk, een maand later, goed gevangen door de VZZ. In onbeschutte situaties worden rietlanden mogelijk geprefereerd.

Toekomstig beheer

Verschraling van moerasheide kan mogelijk op termijn leefgebieden ongeschikt maken. Huidig beheer is het graven van greppels en handmatig plaggen om successie van plantengemeenschappen te herstarten. In de toekomst worden mogelijk beperkte fluctuaties van het waterpeil toegepast. Vernatting is voor de woelmuis een van de belangrijkste factoren in het leefgebied. Natte vegetaties lijken een voorkeur habitat te zijn. Waar concurrentie voorkomt kan door fluctuerend waterpeilbeheer nieuwe riet- en verlandingszones ontstaan waar de noordse woelmuis blijkbaar kan concurreren met de aardmuis. Door grenslengte vergroting

van oever-water kanten ontstaat waarschijnlijk een positief effect op het leefmilieu van de noordse woelmuis. Door het vergroten van deze grenslengte wordt ook verspreiding makkelijker gemaakt (La Haye & Drees, 2004, Bloemmen & Van der Sluis (eds), 2004). Water is een probleem in het gebied omdat het omliggende gebied lager ligt. Hierdoor verdwijnt water naar de polder en moet voedselrijk water worden ingelaten om verdroging te voorkomen. Om de typische heide- en veen vegetaties te behouden moet het ingelaten water eerst behandeld worden. In de leefgebiedenbenadering wordt deze creatie van geschikt leefgebied ook toegepast als een manier om verschillende soortengroepen mogelijkheden te bieden (Groot Bruinderink et al, 2007). Door de aanleg van de Ecologische hoofdstructuur (EHS) moet verspreiding van diersoorten door Nederland weer mogelijk worden gemaakt. De Nieuwkoopse plassen gaan daarin waarschijnlijk ook een rol spelen (de Haeck).

Een onderdeel van de uitvoering van de EHS is het verhogen van de grondwaterstand om leefgebieden als moeras te creëren. Dit stuit op problemen in de omgeving omdat land daardoor in productiviteit achteruitgaat of extra water weg gemaaid moet worden in de aangrenzende productiegebieden. Dit onderdeel van de EHS heeft mede daardoor ernstige achterstand opgelopen (Wiertz, Sanders & Kranendonk, 2007, Van der Hoek, van Hinsberg, van Esbroek & Reijnen, 2008). Er is nog niet veel ervaring opgedaan met het verhogen van de waterstand in gebieden. Er lijken extra maatregelen nodig te zijn om de gewenste natuur te laten ontwikkelen. Er is dan ook onzekerheid of door vernatting de gewenste natuur ontstaat (Van de Riet, Barendregt & Verhoeven, 2006). Het beheer van de verschillende leefgebieden kan gebruiksmogelijkheden voor soorten beperken of vergroten. Voor veel vogelsoorten is overjarig rietland belangrijk voor populatie groei. Er wordt aangenomen dat ook andere dieren zoals de Noordse woelmuis in staat is zich in zulke gebieden voort te planten en migratie naar andere gebieden mogelijk te maken. Overjarig riet wordt als belangrijk leefgebied voor de noordse woelmuis genoemd (Buro Bakker, 2008). In dit onderzoek lijkt de aanwezigheid van het dier in overjarig riet in dit gebied niet afhankelijk van beschutting (figuur 9). De aardmuis (*Microtus agrestis*) prefereert drogere ruigere vegetaties en zal mogelijk in overjarig riet ook een geschikt leefmilieu vinden. De ontwikkeling van populaties in overjarig riet zou mogelijk gemonitord moeten worden.

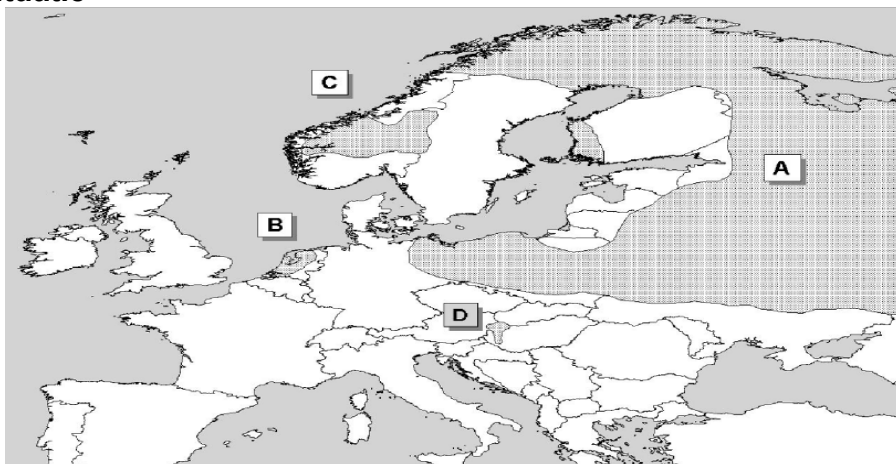
Verspreiding

De Noordse woelmuis is een mobiele soort. Hij stelt wel eisen aan het terrein waar hij doorheen trekt. Als beschutting binnen vijf meter niet aanwezig is zal een kale vlakte niet doorkruist worden (weg of kort gras). Waterkanten en greppels lijken verspreiding te bevorderen en kunnen mogelijk in de toekomst gebruikt gaan worden om verspreidingspatronen te kunnen sturen. De greppels en slootkanten moeten wel begroeid zijn met opstaand riet of ruigte (Mauritzen, Bergers, Andreassen, Bussink & Barendse, 1999). Door de EHS zullen ook de gewone soorten zich verder verspreiden over de gebieden en in beschermde locaties. De toegankelijkheid voor predatoren en concurrerende soorten naar het oorspronkelijke verspreidingsgebied is een reëel risico. (Den Boer, 2000).

Door isolatie van groepen kan genetische drift ontstaan. Genetische drift en isolatie hebben waarschijnlijk de twee subgroepen *Microtus oeconomus arenicola* en

Microtus oeconomus mehely doen ontstaan. Door de ontstane genetische verschillen is er een grotere kans dat kruisingen van kleine populaties niet meer voorkomen of nakomelingen ontstaan met een verlaagde overlevingskans (outbreeding depressie). De aanwezigheid van diverse kleine populaties in een gebied waartussen onregelmatig contact is kan positief zijn voor het overleven van de soort in toekomst. Ziekten en lokale “rampen” kunnen zo gebufferd worden. Ook de overleving van populaties in verschillende omgevingen kan een selectiedruk opleveren. Het is niet duidelijk welke grootte een populatie moet hebben om over een bepaalde periode te kunnen overleven. De populatie kwetsbaarheid analyse kan worden toegepast om de uitsterfkans te berekenen. Voor een deelpopulatie zoals die in de Nieuwkoopse plassen bestaat is die analyse alleen uit te voeren aan de hand van een meerjarige analyse van de dichtheid en verspreiding in het gebied. De verspreiding over een gebied met verschillende groepen die weer in contact kunnen komen is waarschijnlijk voor de korte termijn wel een positieve factor in het behoud van een soort in een ruimtelijk variabel milieu. Overleving in de toekomst is afhankelijk van de metapopulatie en (genen) migratie. Contact tussen groepen vergroot de genen pool en vergroot daarmee de overleving van de soort (Van Zoest, (red.) 1998).

Europese situatie



Figuur 18. De verdeling van de *Microtus oeconomus* soort over Europa (C, A) De Centraal Europa soort (D) en de Nederlandse soort (B)

De situatie voor een op de 42° breedtegraad voorkomende kwetsbare populatie *Microtus oeconomus mehely* is vergelijkbaar. Beide *Microtus oeconomus* soorten zijn opgenomen in de annex 2 en 3 van de rode lijst van de World Conservation Union (IUCN) (Temple & Terry (eds), 2007). Habitat destructie is op Europees niveau waarschijnlijk de oorzaak van de achteruitgang van de beschermde *Microtus oeconomus* soorten (European Environment Agency, 2005, World Conservation Union (IUCN), 2005). De *Microtus oeconomus mehely* soort is gerelateerd aan de loop van de Donau in Oostenrijk, Hongarije en Slovenië. Daar nemen de populaties aan de Donau af waarschijnlijk door kanalisering en verdroging van waterlopen. Op de Csallóköz locatie in Slovenië is deze verandering in habitat kwaliteit met GIS onderzoek in kaart gebracht. Maatregelen om het gebied weer

natter te maken lijken daar tot regeneratie van de karakteristieke biotoop te leiden (Kristóf, 2005). Effecten op de populatie zijn nog niet bekend. De populatie in Slovenië is al 200 jaar afgescheiden van de geografisch dichtstbijzijnde populatie in Hongarije. Er werden significante verschillen tussen de groepen aangetroffen in met microsatelliet DNA. In kleine geïsoleerde populaties werden ook meer morfologische verschillen gevonden vergeleken met grotere groepen (Rácz, Gubányi, Vozár, 2005). De verspreiding over Europa is waarschijnlijk oorspronkelijk door vegetatie stroken en overstromingsgebieden aan waterlopen zoals de Rijn en de Donau beïnvloedt. Door bedijking en beschotting van waterkanten is de verspreiding van de soort nu moeilijk. Ook in de Europese beschermde gebieden zijn het vooral de wetlands die achteruitgaan ondanks de beschermde status van de gebieden.

Klimaatverandering kan langere droogte perioden gaan veroorzaken. Er kunnen ook meer overstromingen gaan voorkomen (Europees Milieuagentschap, 2005). Hoe de twee effecten uit zullen gaan werken op de habitat van de noordse woelmuis is onbekend. Overstromingen kunnen kansen bieden voor rekolonisaties van verloren habitat en samenvoegingen van geïsoleerde groepen. Het is onbekend hoe vaak overstromingen zullen gaan voorkomen en of de frequentie voldoende is om de concurrentie met de *Microtus agrestis* en genenmigratie mogelijk te maken. De invloed van de Europese EHS is afhankelijk van de voortgang die daarin gemaakt wordt (Bloemmen, 2004).

Conclusie

Mark en SPSS resultaten

Met de Mark programma's is het mogelijk om populatieschattingen te maken. Uit de SPSS toetsen blijken de relevante conclusies gelijk tussen de verschillende toetsen. Beschutting is significant volgens de gebruikelijke statistische testen en komt daarmee overeen met de Mark vergelijking " $\Delta AIC > 7$ " is significant ($\alpha=0,05$). Natuurtypen zijn relevant voor de verdeling van populaties over het gebied met ΔAIC tussen 2 en 7 (SPSS t toets significantie 0,104). Met de Mark is het mogelijk om ook biologisch relevante informatie uit het gedrag van de dieren in de vangstperioden te krijgen. Door het grote aantal bewerkingen in deze informatie dragers, de hervangst en overleving parameters, is het voor kleine dataverzamelingen soms moeilijk om berekeningen uit te voeren. Dit hangt ook weer af van het type model, de CJS modellen zijn robuuster maar lijken waarden vaker te onderschatten. Voor de modernere modellen is de berekening gecompliceerder en is op dit moment een samenspel tussen modellen aan te raden (Jolly Seber en Popan). Er zijn meer mogelijkheden in de modellen dan konden worden toegepast. Zo kon de transitie (verspreiding) tussen de habitat typen niet berekend worden omdat er te weinig data aanwezig was. Ook sterfte cijfers waren niet uit te rekenen door gebrek aan voldoende data. In dit onderzoek is een tussenweg gekozen tussen een zo groot mogelijke dekking van het gebied en het verzamelen van zoveel mogelijk relevante informatie over de soort onder andere met het programma Mark. Daardoor heeft het onderzoek diepte verloren. Het is wel de eerste keer dat op een dergelijk grote schaal in dit gebied een populatieonderzoek heeft plaatsgevonden naar de Noordse woelmuis. Daarmee is ook voor toekomstig onderzoek een goede basis gelegd. Een

uitgebreider onderzoek naar de relatie “beheer en populatie ontwikkeling” zou mogelijk verschillen, tussen en binnen, habitat typen beter kunnen verklaren.

Dit onderzoek had niet tot stand kunnen komen zonder alle hulp van de mensen van de beheereenheid Nieuwkoopse Plassen. Mijn dank gaat ook uit naar Johan van Rhijn en het thuisfront. De zoogdiervereniging wordt van harte bedankt voor de open communicatie en medewerking aan dit onderzoek.

Literatuur

- Aars J. & Ims R.A.**, 2002. *Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles*. *Ecology* 83 (12), 3449-3456
- Armstrup S.C.**, McDonald L. & Manly B. F.J., 2005. *Handbook of Capture and Recapture analysis*, Princeton University Press.
- downloads site Mark capture and recapture programma: <http://www.phidot.org/software/mark/>
- Bakker K.**, Mook J.H. & Van Rhijn J.G., 1995. *Oecologie*. Bohn Stafleu Van Loghum, Houten/Diemen.
- Bloemmen M. & Van der Sluis T.**(eds), 2004. *European corridors-example studies for the Pan-european ecological network*. Alterra report 1087. Wageningen.
- Boulanger J. & Krebs C.J.**, 1994. *Comparison of capture and recapture estimators of snowshoe hare populations*. *Canadian Journal of zoology* 72, 1800-1807
- Brunhoff C.**, Galbreath K. E., Fedorov V. B., Cook J. A. & Jaarola M., 2003. *Holarctic phylogeography of the root vole (Microtus oeconomus): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes*. *Molecular Ecology* 12, 957-968.
- Buro Bakker**, 2008. *Haalbaarheid van de instandhoudingsdoelstellingen voor Natura 2000 gebied Nieuwkoopse Plassen en de Haack*. Buro Bakker adviesbureau voor ecologie B.V. te Assen, in opdracht van Gemeente Nieuwkoop.
- Caughley, G.**, 1977. *Analysis of vertebrate populations*. John Wiley and Sons, London, United Kingdom.
- DeChaine E.G.**, 2007. *A bridge or a barrier? Beringia's influence on the distribution and diversity of tundra plants*. *Plant ecology* 1, (2), 197-207.
- Den Boer T.**, 2000. *Beschermingsplan moerasvogels 2000 – 2004*. Rapport Directie Natuurbeheer nr. 47. Wageningen.
- Douglass' R.J.**, 1984. *Ecological Distribution of Small Mammals in the Long Mountains of Northwestern Alaska*. *Arctic* 37. (2), 148-154.
- European Environment Agency**, 2005. *The European environment — State and outlook 2005*. Copenhagen
- Europees Milieuagentschap**, 2005. *Klimaatverandering en overstromingen van rivieren in Europa*. Report No 1/2005, EMA, Copenhagen
- Garmin GPS systeem (etrex)**
www.toponederland.nl/ (kaart Mijdrecht)
- Gebczyn'ska Z.**, 1970. *Bioenergetics of a root vole population*. *Acta Theriologica* 15, 33-66
- Gliwicz J.**, 1997. *Space use in the root vole: basic patterns and variability*, *Ecography* 20, 383-389.
- Goretzki J.**, 1972. *Beiträge zur wissenschaftlichen Erschließung der Naturschutzgebiete in Berlin und in den Bezirken Potsdam*. Frankfurt (Oder) und Cottbus. Folge 15. P-Bd 2 32
- Groot Bruinderink G.W.T.A.**, Bijlsma R.J., Bleeker M.A.K., Jagers op Akkerhuis G.A. J. M., Ottburg F.G.W.A., Stumpel A.H.P., Verberk E.J. & Weeda E.J., 2007. *Pilot Leefgebiedplan Laagveenmoeras. Een ecologische uitwerking van het concept leefgebiedbenadering*. Wageningen Alterra, Alterrapport 1548.
- Fitzpatrick B.M.**, 2004. *Rates of evolution of hybrid inviability in birds and mammals*. *Evolution*, 58 (8), 1865-1870.

- Henttonen H.**, Kaikusalo A., Tast J. & Viitalas J., 1977. *Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems*. *Oikos* 29, 581-590.
- Hoi-Leitner**, M.K., 1989. *Zur Veränderung der Säugetierfauna des Neusiedlersee-Gebietes im Verlauf der letzten drei Jahrzehnte*. Master Dissertation, Universität Wien.
- Hoset K.S.** & Steen H., 2007. *Relaxed competition during winter may explain the coexistence of two sympatric Microtus species*. *Annales Fennici Zoologici*. 44. 415-424.
- Hovland N.**, Andreassen H. P. & Ims R. A., 1999. *Foraging behaviour of the root vole Microtus oeconomus in fragmented habitats*. *Oecologia* 121, 236-244.
- Huigen P.** & Vogel R., 2007. *Topografische inventarisatieatlas*. Vogelbescherming Nederland, Zeist.
- Ims R.A.** & Andreassen H. P., 2005. *Density-dependent dispersal and spatial population dynamics*. *Proceedings of the Royal Society B* 272, 913–918 doi:10.1098/rspb.2004.3025
- Jaarola M.**, Martinková N., Islam Gu'ndu'za, I, Brunhoffa C., Zimab J., Nadachowskie A., i Amorif G., Bulatovag N.S., Chondropoulos B., Fraguedakis-Tsolish S., Gonza'lez-Estebani J., Lo'pez-Fusterj M.J., Kandaurovk A.S., Kefeliog'ud H., daLuz Mathiasl M., Villatei I. & Searlem J.M., 2004. *Molecular phylogeny of the speciose vole genus Microtus (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33, 647–663.
- Janssen J.A.M.** & Schaminee J.H.J., 2008. *Europese natuur in Nederland- Soorten van de Habitatrichtlijn*. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Keddy P.A.**, 2000. *Wetland ecology, Principles and conservation*. Cambridge studies in ecology, Cambridge university press.
- Klok C.** 2000. *A Quest for the Role of Habitat Quality in Nature Conservation. Applications of population dynamical models in viability analysis and risk assessment*. master thesis. Universiteit van Amsterdam.
- Koelman R.M.**, 2007. *Onderzoek naar het voorkomen van noordse woelmuizen in drie terreinen in het Nieuwkoopse plassen gebied*. VZZ rapport 2007.44. Zoogdiervereniging VZZ, Arnhem.
- Koelman R.M.** 2007. *Handleiding inventarisatie noordse woelmuis m.b.v. inloopvallen*. Zoogdiervereniging VZZ, Arnhem.
- Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut.** 2009. *Klimatologie: Maand- en Seizoensoverzichten*. http://www.knmi.nl/kd/maand_en_seizoensoverzichten/index.html
- Kristóf D.**, 2005. *Remote sensing methods in environmental management*. Summary of doctoral (phd) thesis. University of Hungary, Gödöllő
- La Hays M.** & Drees J.M., 2004. *Beschermingsplan noordse woelmuis*. Rapport EC-LNV nr.270. Ministerie van LNV, directie IFA / Bedrijfsuitgeverij.
- Link, W. A.**, 2004. *Individual heterogeneity and identifiability in capture–recapture models*. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27.1: 87–91.
- Leijts R.**, Van Apeldoorn R.C. & Bijlsma R., 1999. *Low genetic differentiation in North west European populations of the locally endangered root vole, Microtus oeconomus*. *Biological conservation* 87, 39-48
- Mappes T.**, Halonen M., Suhonen J. & Ylonen H., 1993. *Selective avian predation on a population of field vole, Microtus agrestis : greater vulnerability of males and subordinates*. *Ethology, Ecology & Evolution* 5, 519-527.
- Mauritzen M.**, Bergers P.J. M., Andreassen H.P., Bussink H. & Barendse, 1999. *Root vole movement patterns: do ditches function as habitat corridors?* *Journal of applied ecology* (36) 3, 409-421.
- Mitchell B.** & Balogh S., 2007. *Monitoring techniques for vertebrate pests*. Bureau of rural sciences, Canada.
- O'Connell D.** & Sarre A. (EDs), 1997. *Trees for shade and shelter. Design principles for farm forestry*. Chapter 4, Rural Industries Research and Development Corporation, Australia.

http://www.mtg.unimelb.edu.au/publications/des_ch4.pdf

Poulin R., 2007. *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press.

Pryde, M.A., 2003. *Using Program 'Mark' for assessing survival in cryptic threatened species: case study using long tailed bats (Chalinolobus tuberculatus)*. Department of conservation technical Series 28B: 33-63.

Rácz, G. R., Gubányi, A., Vozár, Á., 2005. *Morphometric differences among root vole (muridae: microtus oeconomus) Populations in Hungary*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 51 (2), pp. 135–149.

Rosario I. T., Cardoso P.E. & da Luz Mathias M., 2008. *Is habitat selection by the Carbrera vole (Microtus carbrerae) related to food preferences?* *Mammalian Biology, Zeitschrift fur Säugetierkunde* 73, 423-429.

Steppan S.J., Adkins R.M. & Anderson J., 2004. *Phylogeny and Divergence-Date Estimates of Rapid Radiations in Muroid Rodents Based on Multiple Nuclear Genes*. *Systematic Biology*, 53(4):533–553,

Temple, H.J. & Terry A. (Compilers), 2007. *The Status and Distribution of European Mammals*. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.

T Hart A. & Oostwaard G., 2007. *Een onderzoek naar de relatie tussen noordse woelmuizen en hooiland enerzijds en tussen noordse woelmuis en rietland anderzijds*. Niet gepubliceerd, In opdracht van Natuurmonumenten.

Tolkamp G.W., Van den Berg C.A., Nabuurs G.J.M.M. & Olsthoorn A.F.M., 2006. *Kwantificering van beschikbare biomassa voor bio-energie in staatsbosbeheer terreinen*. Alterra rapport 1380, Alterra, Wageningen

Van Apeldoorn R.C., 2005. *Muizenplagen in Nederland: oorzaken en bestrijding*. Alterra-rapport 1234, Alterra, Wageningen.

Van de Riet B.P., Barendregt A. & Verhoeven J.T.A., 2006. *Quick Scan Natuur in de Westelijke Veenweidegebieden*. Onderzoeksproject Waarheen met het Veen?, Universiteit Utrecht

Van der Hoek D.C.J., van Hinsberg A., van Esbroek M.L.P. & Reijnen M.J.S.M., 2008. *Ontwikkelingen in natuurgebieden Van condities naar kwaliteit*. Planbureau voor de Leefomgeving. Rapport 500402004/2008

Van Horne. B., 1983. *Density as a misleading indicator of habitat quality*. *The journal of wildlife management*, volume 47 4, 893-901.

Van Kleunen, A., Sierdsema H. & Foppen R., 2007. *Verkenning van de mogelijkheden om geostatistische methoden toe te passen t.b.v. de beoordeling van de staat van instandhouding van soorten van de Vogel- en Habitatrichtlijn*. Wageningen, Alterra, Alterrarapport 1494.

Van Zoest J. (red.), 1998. *Biodiversiteit*, Stichting Uitgeverij van de Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. Utrecht

Wiertz J., Sanders M.E. & Kranendonk J.M., 2007. *Ecologische evaluatie regelingen voor natuurbeheer*. Programma Beheer en Staatsbosbeheer 2000-2006 Milieu- en Natuurplanbureau -publicatienummer 500410002. Bilthoven,

Weeda, E.J. & Van Duuren, L., 2001. *Atlas van plantengemeenschappen in Nederland dl.1: Wateren, moerassen en natte heiden*. KNNV Uitgeverij

Wilson, K.R. & Anderson D.R., 1985. *Evaluation of a nested grid approach for estimating density*. *Journal of Wildlife Management* 49:675-678.

World Conservation Union (IUCN), 2005. *Klimaatverandering en overstromingen van rivieren in Europa*. Report No 1/2005, EMA, Kopenhagen

Yoccoz, N. G. & Ims, R. A., 2004. *Spatial population dynamics of small mammals: some methodological and practical issues*. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27.1: 427–435.

Legenda

- Afdeling-Natuurtype_huidig
- BO1 Bos (algemeen)

BO2 Struweel (algemeen)

BO3 Veenbos

GR3 Dotterbloemgrasland

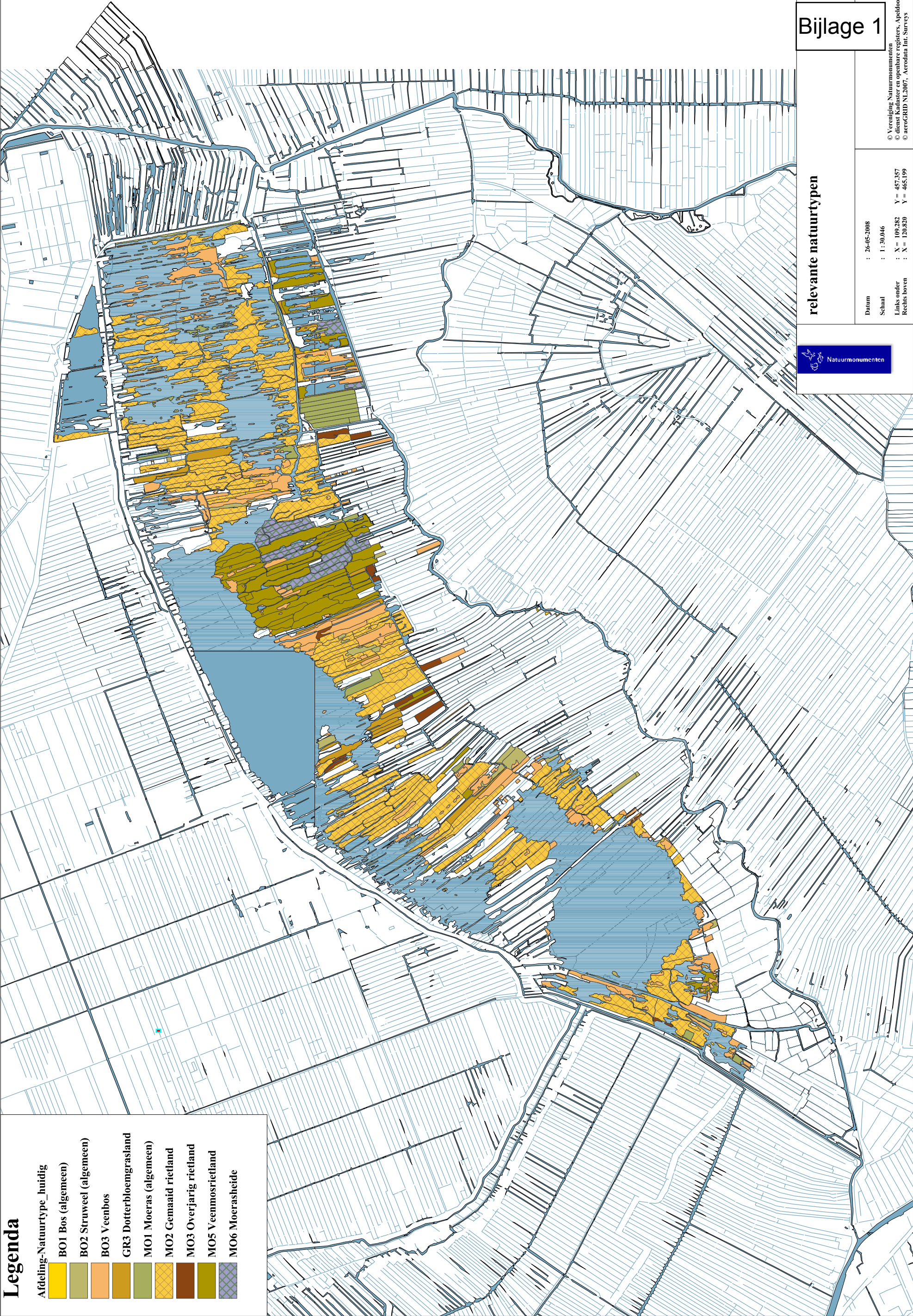
MO1 Moeras (algemeen)

MO2 Gemaaid rietland

MO3 Overjarig rietland

MO5 Veenmosrietland

MO6 Moerasheide

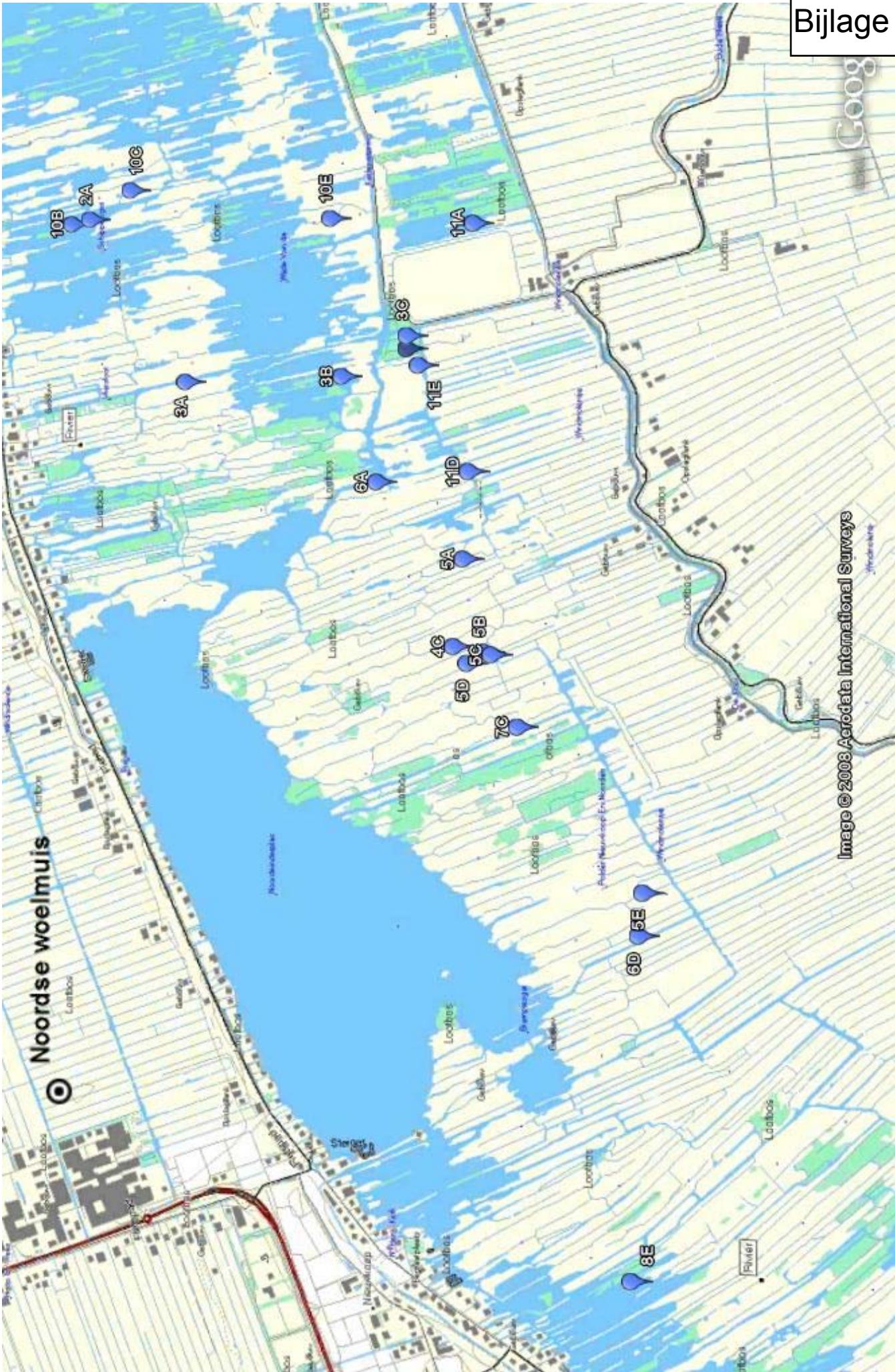


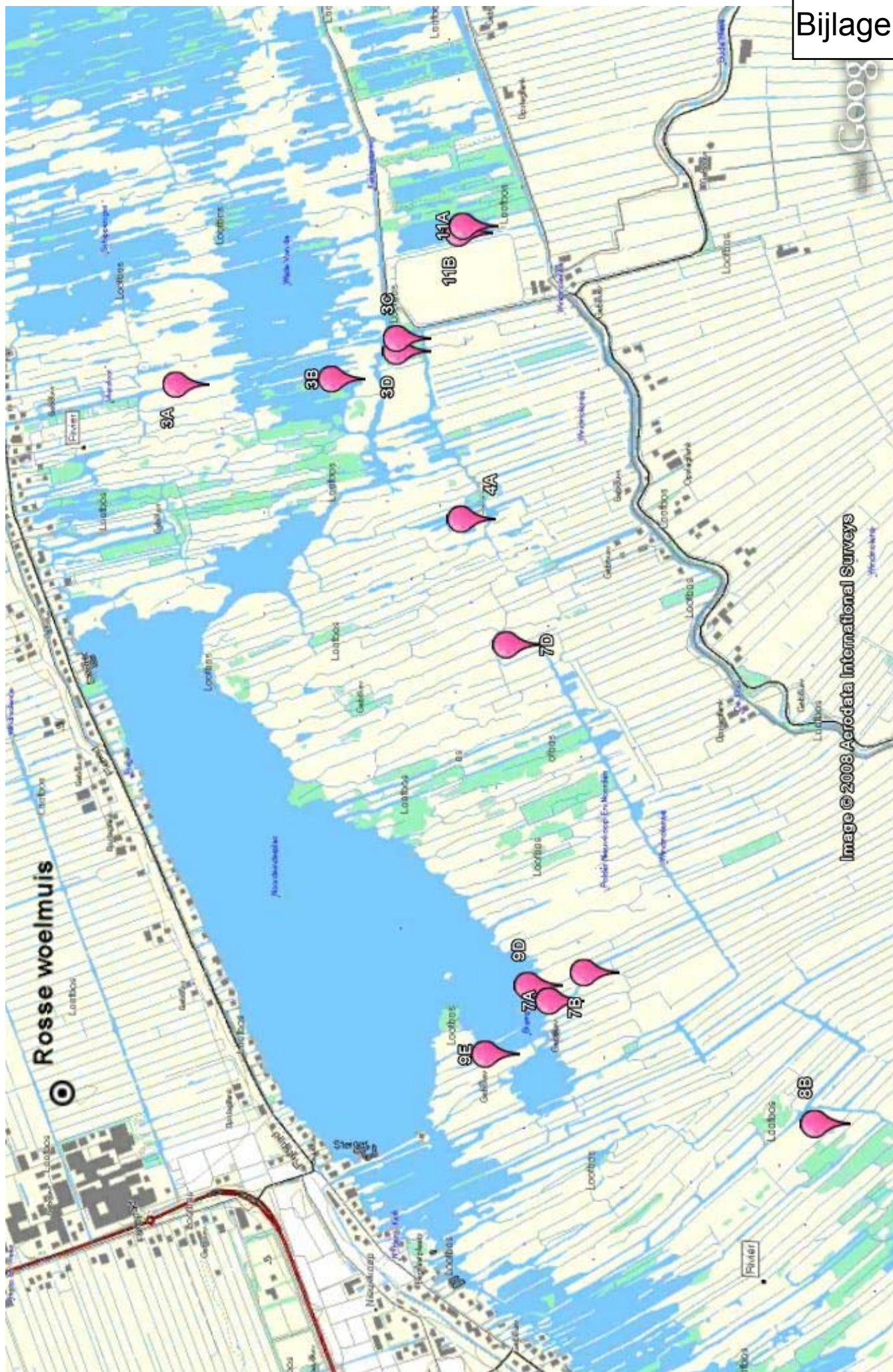
relevante natuurtypen

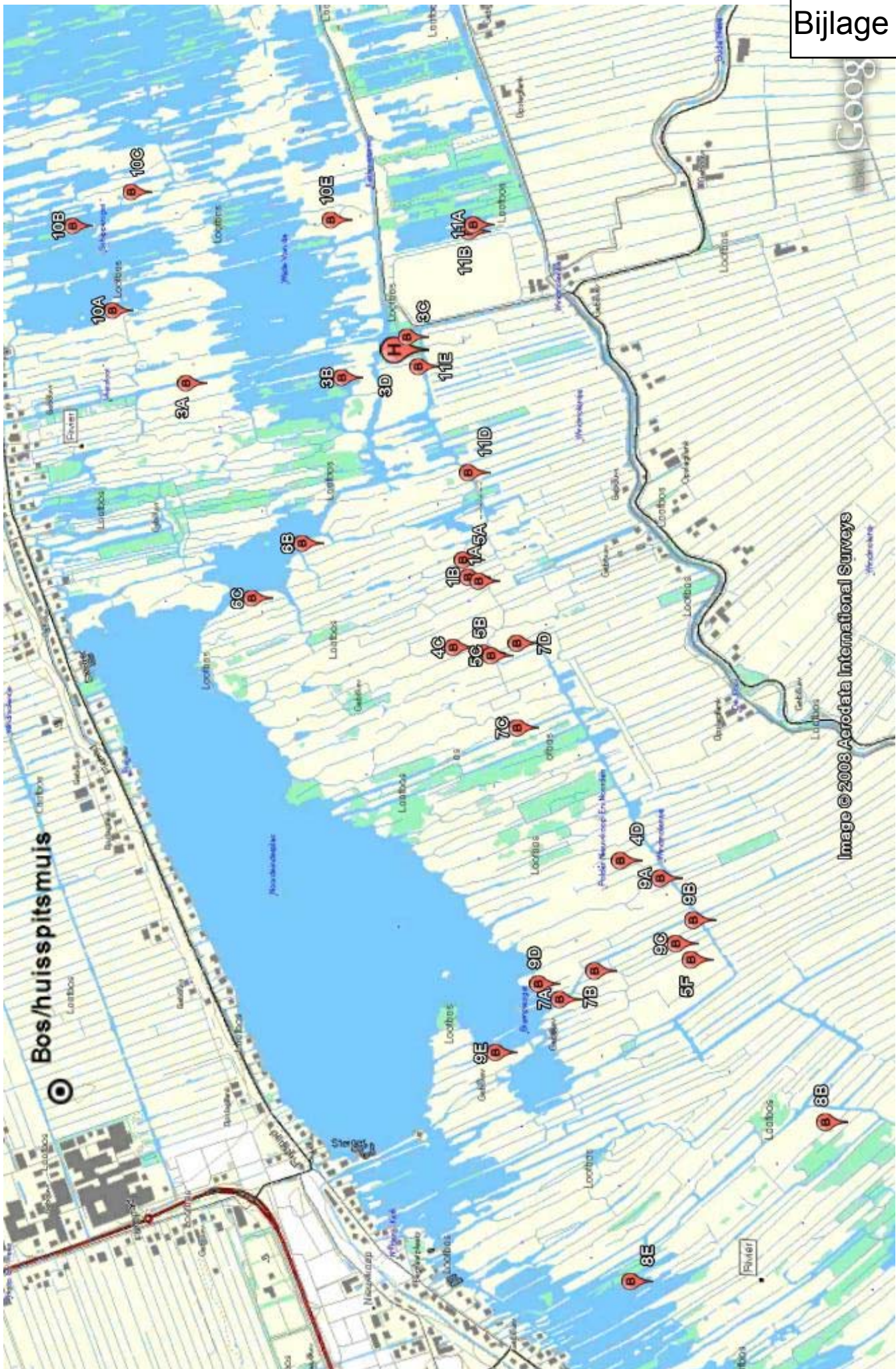
Datum : 26-05-2008
Schaal : 1 : 30.046
Links onder : X = 109.282 Y = 457.357
Rechts boven : X = 120.820 Y = 465.199



1343 m







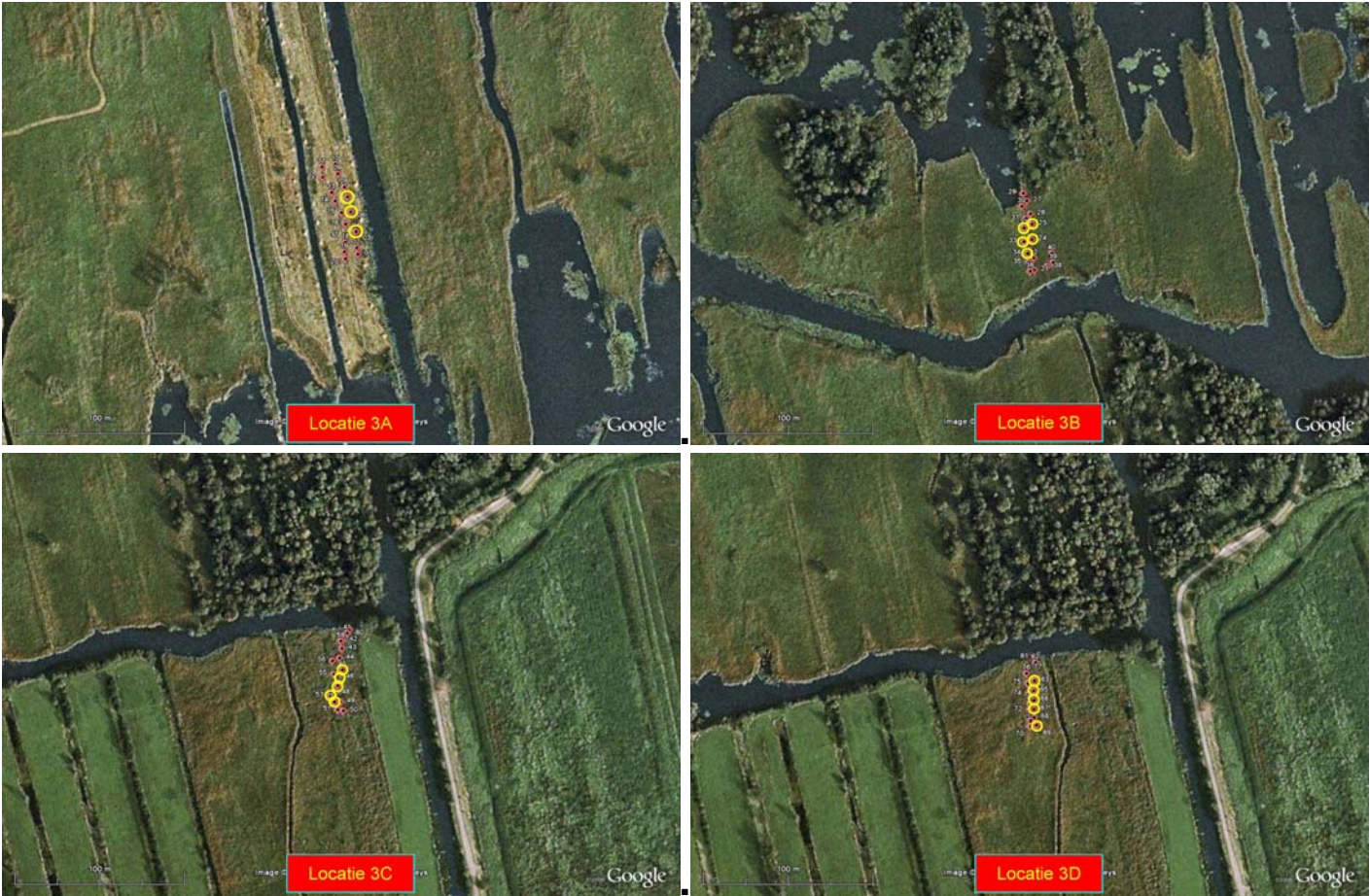
Locatie 1



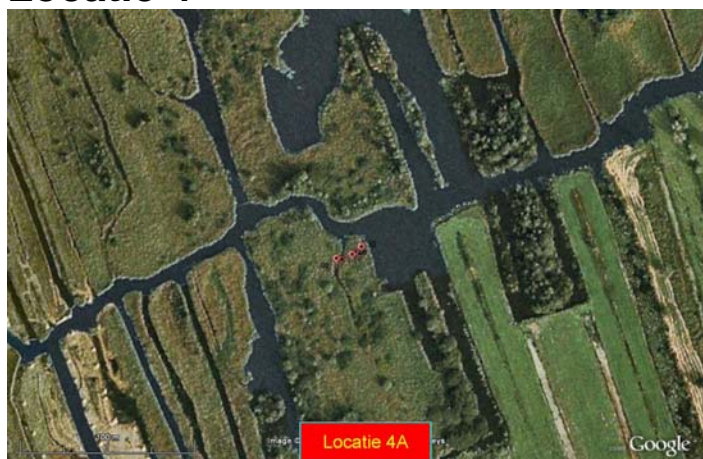
Locatie 2



Locatie 3



Locatie 4



Locatie 5



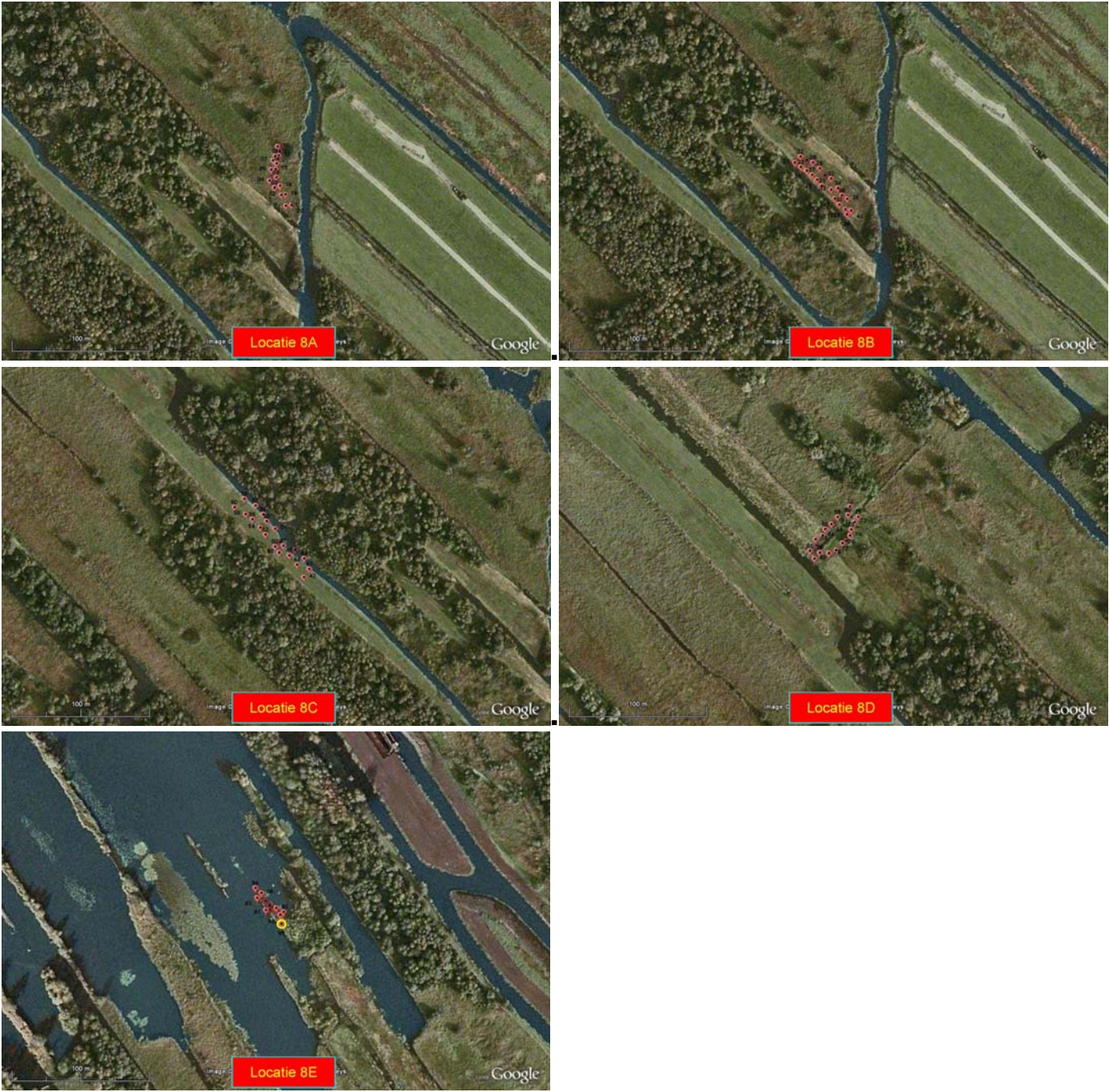
Locatie 6



Locatie 7



Locatie 8



Locatie 9



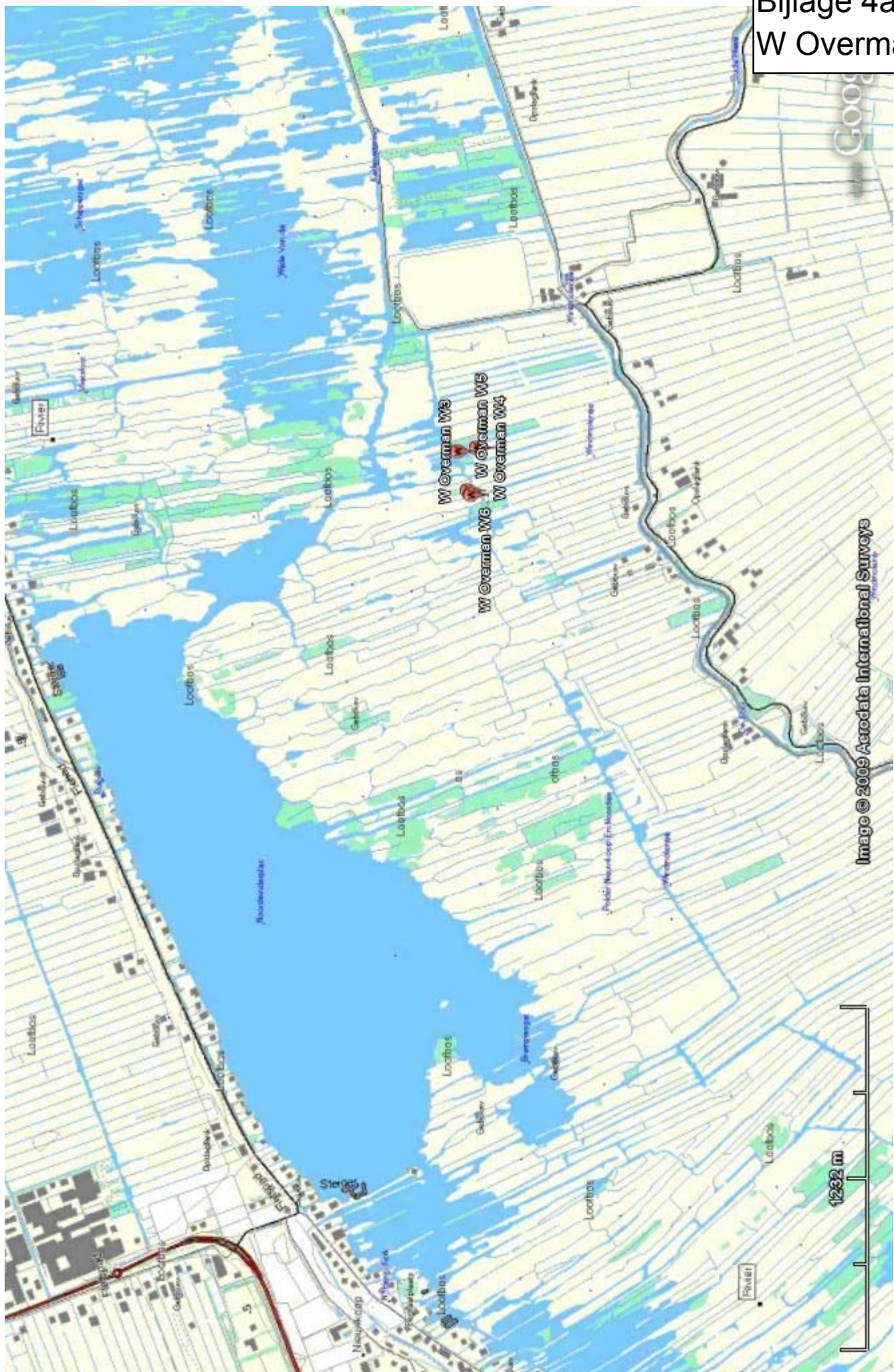
Locatie 10



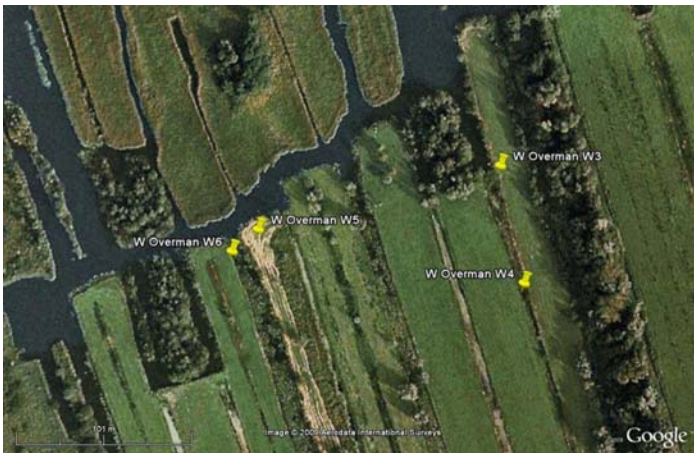
Locatie 11

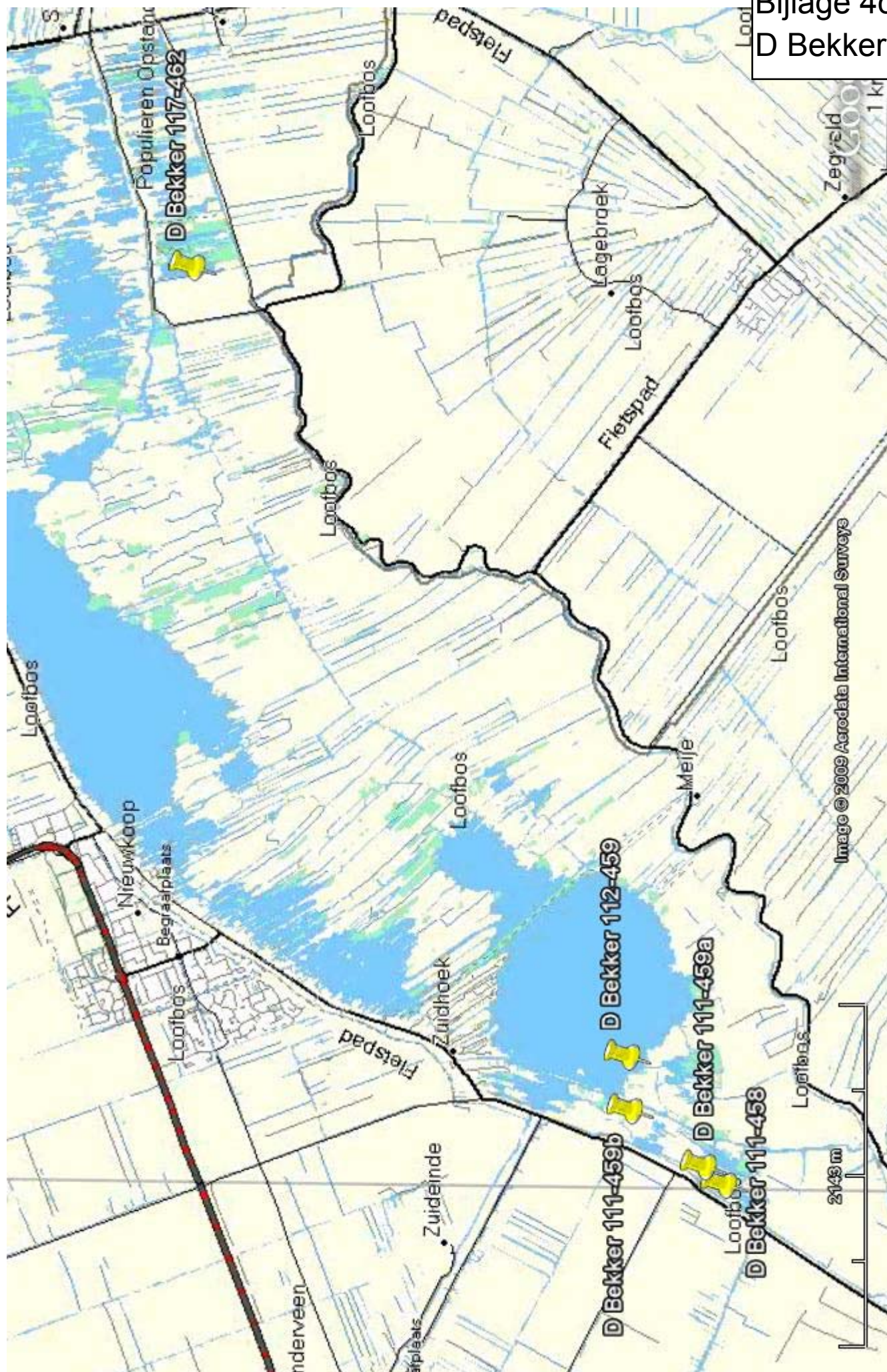


Bijlage 4a
W Overman



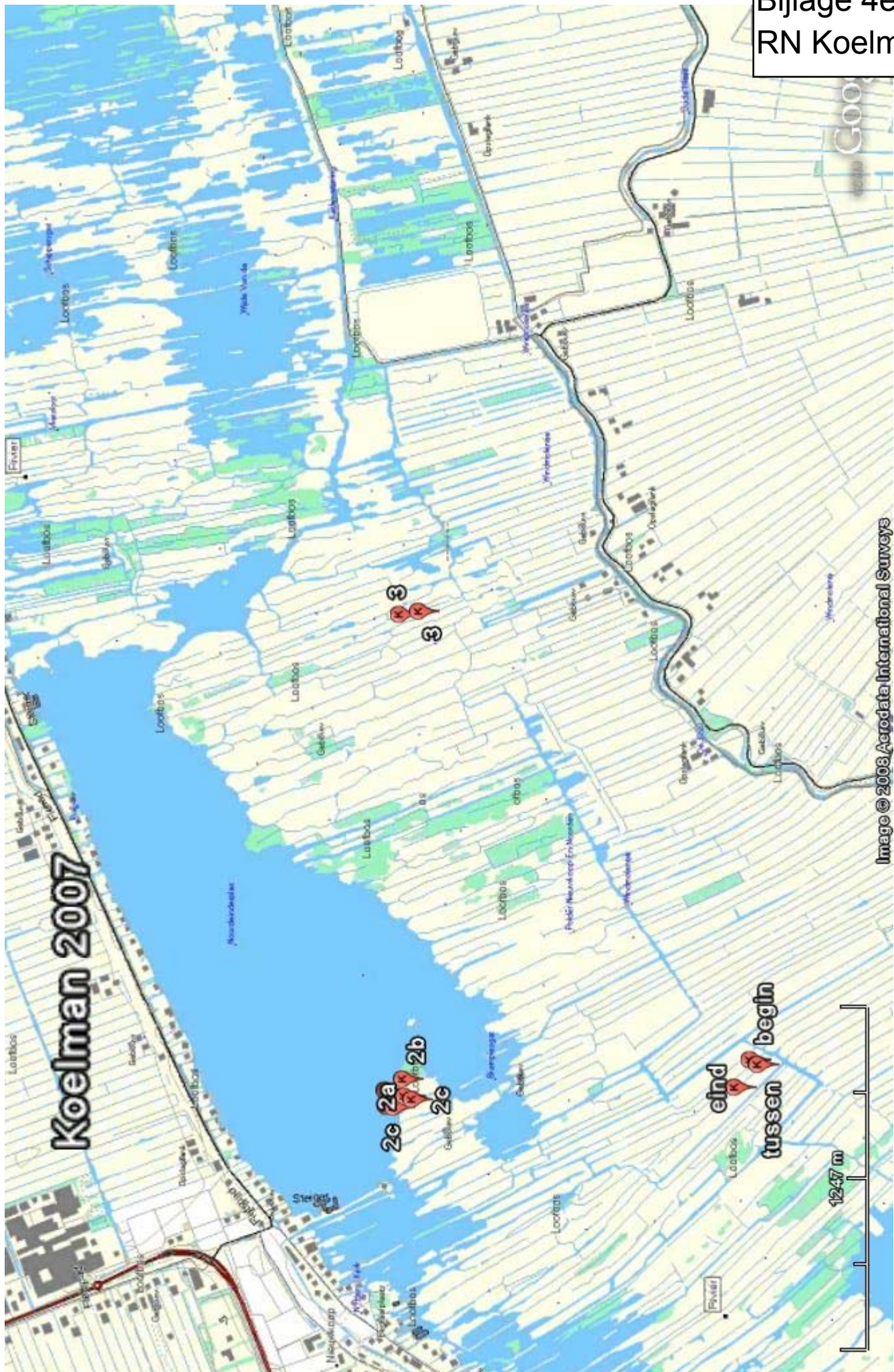
W Overman





D Bekker





Koelman 2007

